SÉRIE A, N° 4337
N° D'ORDRE : 5.188

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Francis MAGNE

1re **THÈSE.** — Recherches caryologiques chez les Floridées (Rhodophycées)

2e **THÈSE.** — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 26 JAN 1965 *devant la Commission d'examen.*

MM. EICHHORN, *Président.*
FELDMANN, CHADEFAUD, *Examinateurs.*

48

PARIS
Imprimerie ROBIN & MAREUGE
7, CITÉ DE GÊNES, 7
1964

SÉRIE A, N° 4337
N° D'ORDRE : 5.188

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Francis MAGNE

1re **THÈSE.** — Recherches caryologiques chez les Floridées (Rhodophycées)

2e **THÈSE.** — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le *devant la Commission d'examen.*

MM. EICHHORN, *Président.*
FELDMANN, CHADEFAUD, *Examinateurs.*

PARIS
Imprimerie ROBIN & MAREUGE
7, CITÉ DE GÊNES, 7
1964

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PROFESSEURS

Doyen ..... M. ZAMANSKY

G. JULIA	T	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
PRENANT	T	Anatomie et histologie comparées.
GRASSÉ	T	Evolution des êtres organisés.
PRÉVOST	T	Chimie organique.
WYART	T	Minéralogie et cristallographie.
TEISSIER	T	Zoologie.
MANGENOT	T	Biol. végét. (Orsay).
AUGER	T	Physique quantique et relativité.
MONNIER	T	Physiologie générale.
PIVETEAU	T	Paléontologie.
ROCARD	T	Physique (E.N.S.).
CARTAN	T	Mathématiques (E.N.S.).
LAFFITTE	T	Chimie générale.
FAVARD	T	Géométrie supérieure.
COULOMB	T	Physique du globe.
Mlle COUSIN	T	Biol. animale (S.P.C.N.).
CHRÉTIEN	T	Chimie minérale.
DRACH	T	Zoologie.
KASTLER	T	Physique (E.N.S.).
EPHRUSSI	T	Génétique.
RIVIÈRE	T	Géol. (S.P.C.N.) et Sédimentologie (Orsay).
GAUTHERET	T	Biologie vég. (P.C.B.).
LUCAS R.	T	Recherches physiques.
THOMAS A.	T	Biologie cellulaire.
ARNULF	T	Optique appliquée.
MORAND	T	Physique Enseignement.
SOLEILLET	T	Physique (P.C.B.).
FORTIER	T	Mécanique expér. des Fluides.
PETIT	T	Biologie maritime.
QUENEY	T	Météor. et dynamique atmosphérique.
GALLIEN	T	Embryologie.
EICHHORN	T	Botanique.
DE CUGNAC	T	Biologie vég. (S.P.C.N.).
Mlle CAUCHOIST		Chimie Physique.
THELLIER	T	Physique du globe.
L'HÉRITIER	T	Biol. générale (Orsay).
GRIVET	T	Radioélectricité (Orsay).
PONCIN	T	Mécanique générale.
DUBREIL	T	Arithm. et Théorie des Nombres.
QUELET	T	Chimie organique.
CAGNIARD	T	Géophysique appliquée.
CHAMPETIER	T	Chimie macromolécul.
CUVILLIER	T	Micropaléontologie.
JUNG	T	Géologie.
TRILLAT	T	Microscopie et diffraction électro.
WIEMANN	T	Chimie organ. et struct.
JACQUINOT	T	Spectroscopie et Physique céleste (Orsay).
VASSY	T	Physique de l'atmosphère.
DESTOUCHES	T	Théories physiques.
AMIEL	T	Chimie générale.
HOCART	T	Minéralogie et cristallographie.
J.P. MATHIEU	T	Physique optique.
COUTEAUX	T	Cytologie.
MAY	T	Zoologie (Orsay).
CHOQUET	T	Théorie des fonctions et Topologie.
FELDMANN	T	Biologie végét. marine.
GUINIER	T	Physique des Solides (Orsay).
JOST	T	Physiologie comparée.
FORTET	T	Calcul des probabilités et Phys. mathémat.
SCHWARTZ	T	Calcul diff. et intégral.
CHOUARD	T	Physiologie végétale.
MALAVARD	T	Aviation (Tech. aéron.).
BRELOT	T	Calcul diff. et intégral.
NORMANT	T	Synthèse organique.
BÉNARD	T	Chimie minérale.
BUVAT	T	Botanique (E.N.S.).
DUGUÉ	T	Statistiques mathém.
SOULAIRAC	T	Psychophysiologie.
ULRICH	T	Physiologie végét. appli.
MARECHAL	T	Optique théor. et Appli.
KIRRMANN	T	Théories chimiques.
CHADEFAUD	T	Botanique.
Mlle LE BRETON	T	Physiol. de la Nutrit.
LELONG	T	Application de l'analyse à la géométrie.
DEVILLERS	T	Anatomie et histologie comparées.
EHRESMANN	T	Topologie algébrique.
FRANÇON	T	Physique (S.P.C.N.).
GLANGEAUD	T	Géographie physique et Géol.
GODEMENT	T	Mathématiques (M.G.P.).
PISOT	T	Tech. Math. de la Phys.
ROCH	T	Géologie.
SCHATZMANN	T	Astrophysique.
TERMIER	T	Géologie générale.
ZAMANSKY	T	Mathématiques générales.
LENNUIER	T	Physique (M.G.P.).
RIZET	T	Génétique (Orsay).
ROUTHIER	T	Géologie appliquée.
Mme TONNELAT	T	Physique théorique.
DIXMIER	T	Mathématiques (M.P.C.).
SOUCHAY	T	Chimie générale.
AIGRAIN	T	Electrotechnique générale.
BRUSSET	T	Chimie systématique.
M. LÉVY	T	Physique théorique des hautes énergies (Orsay).
Mme CHAIX	T	Chimie biologique.
Mme HUREL-PY	T	Biologie végétale (P.C.B.).
PIAUX	T	Chimie (M.P.C.).
BRUN	T	Mécanique théorique des fluides.
LEDERER	T	Chimie biologique (Orsay).
Mme DUBREIL	T	Mathématiques (Agrég.).
Mme LELONG	T	Mathématiques II (E.N.S.).
BELLAIR	T	Géologie (S.P.C.N.).
COTTE	T	Physique électricité.
DUBOIS J.E.	T	Chimie organique.
LAMOTTE	T	Zoologie (E.N.S.).
MICHEL A.	T	Chimie minérale (Orsay).
OLMER	T	Energétique générale.
ROUAULT	T	Electricité (Orsay).
GAUTHIER	T	Mécanique appliquée.
BARCHEWITZ	T	Chimie physique.
BROSSEL	T	Physique atomique.
BUSER	T	Physiologie comparée.
CAMUS	T	Physiologie végétale (Orsay).
CASTAING	T	Physique II Thermo (Orsay).
CURIEN	T	Minéralogie et cristallographie.
MOYSE	T	Physiologie végétale (Orsay).
NOIROT	T	Evolution des êtres organisés.
PANNETIER	T	Chimie générale.
POSSOMPES	T	Zoologie.
PULLMANN	T	Chimie quantique.

TEILLAC	T	Physique nucléaire et radioactivité (Orsay).
TONNELAT	T	Biologie physico-chimique (Orsay).
VILLE	T	Econométrie.
WILLEMART	T	Chimie (P.C.B.).
DODE	T	Chimie (Orsay).
FREYMANN	T	Recherches physiques.
GUINOCHET	T	Biologie vég. S.P.C.N. (Orsay).
ROLLET	T	Chimie minérale.
Mlle JOSIEN	T	Chimie (S.P.C.N.).
CHEVALLEY	T	Géométrie algébrique et théorie des groupes.
ARNOULT	T	Electronique (Orsay).
CHAPELLE	T	Physique I (Orsay).
DELANGE	T	Mathématiques I (Orsay).
DENY	T	Mathématique génér. (Orsay).
GERMAIN	T	Mécanique théorique des fluides.
LUCAS G.	T	Géologie.
ALLARD	T	Chimie physique.
BERTHELOT	T	Physique des particules fondamentales (Orsay).
BRICARD	T	Météor. et Physique de l'atmosphère.
Mme ALBE-FESSARD	T	Psycho-physiol.
FRIEDEL	T	Physique des solides (Orsay).
M. JULIA	T	Etudes des Moléculaires complexes.
LENDER	T	Biologie animale S.P.C.N. (Orsay).
MAGAT	T	Physico-chimie des radioéléments.
Mlle QUINTIN	T	Electrochimie.
MONOD	T	Chimie du métabolisme.
BENOIT	T	Physiologie animale (Orsay).
DE POSSEL	T	Analyse numérique.
CHARLOT	T	Chimie analytique.
LEMEE	T	Ecologie vég. (Orsay).
GUÉRIN	T	Chimie M.P.C. (Orsay).
CHATELET M.	T	Chimie P.C.B.
JEAN	T	Physique nucléaire (Orsay).
MATTLER	T	Physique (S.P.C.N.).
BERGERARD	T	Zoologie (Orsay).
BERTEIN	T	Electronique (Orsay).
BOUISSIERES	T	Radiochimie.
Mme COUTURE	T	Thermo et Méca. physique.
ELLENBERGER	T	Géologie des grandes régions du globe.
FRANC	T	Biologie animale (P.C.B.).
SCHNELL		Botanique tropicale.
STOLKOWSKI	T	Physiologie végétale.
ACHER	T	Chimie biologique.
BAUDOIN		Biologie animale (P.C.B.).
BEAUMONT		Biologie animale (S.P.C.N.).
BLAMONT	T	Géophysique-ionosphère.
BOURREAU	T	Botanique.
CURIE D.		Physique (M.G.P.).
DURAND-DELGA	T	Géologie.
FRÉON	T	Chimie organique (Orsay).
HELLER	T	Physiologie végétale.
TORTRAT	T	Calcul des probabilités.
CAILLEUX	T	Géologie (S.P.C.N.).
MAGNAN	T	Physique (S.P.C.N.).
DAUDEL	T	Mécanique ondulatoire appliquée à la chimie théorique et à la physique nucléaire.
Mlle FOURCROY		Biologie végétale (S.P.C.N.).
Mme CHOQUET-BRUHAT	T	Mécan. analytique et mécanique céleste.
Mlle VEIL	T	Physiologie générale.
LWOFF	T	Microbiologie.
SIESTRUNCK	T	Méca. physique et expérimentale.
LACOMBE	T	Métallurgie des métaux nucléaires (Orsay).
BROCHARD	T	Physique P.C.B. (Orsay).
CABANNES	T	Mécanique générale.
LESIEUR	T	Mathématiques I (Orsay).
MAZET	T	Mécanique générale (Orsay).
CAIRE		Géographie phys. et Géol. dynam.
COMOLET	T	Mécanique des fluides.
CORABŒUF	T	Physiologie animale (Orsay).
DELLOUE		Physique de l'exosphère.
GORENFLOT		Botanique II (Orsay).
HOUILLON		Biologie animale (P.C.B.).
JULLIEN J.		Chimie S.P.C.N. (Orsay).
MALGRANGE	T	Technique math. de la physique (Orsay).
OLIVIER		Antropologie.
NOZERAN	T	Botanique II (Orsay).
BLANC-LAPIERRE	T	Phys. E.N.S. (Orsay).
CHEVAUGEON	T	Botanique (Orsay).
KAHANE	T	Mathématiques (Orsay).
SAMUEL	T	Mathématiques (E.N.S. féminines).
KOURGANOFF	T	Astronomie (Orsay).
THIRY	T	Mécanique céleste.
ABELES		Physique (S.P.C.N.).
AMAT	T	Physique (P.C.B.).
AUBOIN	T	Géologie.
Mme BENOIT-GUEUTAL	T	Physique nucléaire et radioactivité (Orsay).
BOUGIS		Biologie marine (Villefranche-sur-Mer).
BRUHAT	T	Mathématiques (M.P.C.).
BRUNN	T	Géologie historique (Orsay).
CHABBAL	T	Physique M.G.P. (Orsay).
DEHEUVELS	T	Mathématique propé.
D'ESPAGNAT	T	Physique théorique (Orsay).
FURON	T	Géologie (S.P.C.N.).
Mme GANS	T	Génétique.
GENEVES		Biologie végétale (P.C.B.).
GUILBERT		Physique (C.U.S. Orléans).
HUPE	T	Pétrographie.
HOLLANDE	T	Biologie générale.
LIONS	T	Analyse numérique.
MAITTE	T	Chimie (P.C.B.).
MEYER		Physique propédeutique.
NICOLAS		Géologie appliquée.
PANIGEL		Biologie générale.
RAVIER		Pétrographie.
ROSEAU	T	Mécanique théorique des fluides.
ROUBINE	T	Electronique.
SILBER	T	Chimie (P.C.B.).
UEBERSFELD	T	Electronique.
YVON	T	Théories physiques.
HERVÉ	T	Mathématiques.
NÉRON	T	Mathématiques M.P.C. (Orsay).
Mme PECKER-WIMEL	T	Astrophysique.
BALKANSKY		Physique (M.P.C.).
LE CORRE	T	Electricité.
DELCROIX	T	Physique théorique (Orsay).
GOURDIN		Physique théorique des hautes-énergies (Orsay).
LEHMANN	T	Physique expérimentale des hautes-énergies (Orsay).
NATAF	T	Physique nucléaire et radioactivité (Orsay).
ECHALIER		Biologie animale (P.C.B.).
BARRAUD		Physiologie cellulaire.
LIORET		Physiologie végétale (Orsay).
DARS		Géologie struct. et géol. appliq.
CAMEFORT	T	Botanique (agrégation).
VICHNIEWSKY	T	Mécanique industrielle.
BLAQUIÈRE	T	Electronique (Orsay).
ARNOUS	T	Physique théorique.
TATIBOUET		Chimie (C.S.U. Orléans).
MALLIAVIN	T	Mathématique propé. (Orsay).
GAUDEMAR		Chimie propédeutique.
PEREZ Y JORBA		Physique expérimentale des hautes-énergies (Orsay).
DAVID	T	Chimie (Agrég. Orsay).
BROUSSE	T	Mécanique théorique.
ROSH	T	Astronomie.

Secrétaire Général ..... R. POULLAIN

RECHERCHES CARYOLOGIQUES CHEZ LES FLORIDÉES (RHODOPHYCÉES)

par

Francis Magne

Faculté des Sciences de Paris
Laboratoire de Biologie Végétale Marine et Station Biologique de Roscoff

AVANT-PROPOS

Le sujet des présentes recherches m'a été proposé par M. le Professeur G. Mangenot, ce dont je lui suis très vivement reconnaissant, ainsi que de s'être souvent intéressé aux progrès de mon travail

ERRATA

p. 514 - ligne 24, supprimer « et *Gastroclonium* ».
- supprimer les lignes 28, 29 et 30.

p. 530 - ligne 31, ajouter : « A.P. Austin (1956) a trouvé pour cette espèce $2n = 50$ ».

p. 587 - ligne 28, lire : « p. 555 » au lieu de « p. 155 ».

p. 591 - ligne 1, lire : « centromères » au lieu de « centromètres ».

p. 648 - ligne 37, ajouter : « $2n = 50$ (Austin, 1956) ».

p. 649 - supprimer les lignes 27 et 28.

... période (novembre 1954 - septembre 1962) qui demeurera certainement pour moi l'une des plus fécondes et des plus heureuses de ma carrière scientifique. Son Directeur, M. le Professeur G. Teissier, a toujours facilité mon travail dans toute la mesure où le permettaient mes fonctions et la cordiale bienveillance dont il m'a toujours entouré m'a été un puissant récon-

Cahiers de Biologie Marine
Tome V - 1964 - pp. 461-671

fort ; pour tout ceci et pour avoir permis à ce mémoire de prendre place dans les « Cahiers », je le prie d'accepter l'expression de ma plus grande reconnaissance.

Toute ma gratitude va à M. le Professeur J. Brachet, qui m'a accueilli pendant quelques semaines en 1956 à son Laboratoire de l'Université Libre de Bruxelles ; si l'enseignement qui m'y a été donné, par lui-même et par Mme A. Ficq, n'a pas reçu une utilisation directe dans ce travail, il n'en a pas moins eu une influence considérable sur ma formation scientifique.

Je remercie vivement MM. les Professeurs L. Plantefol et R. Heim, membres de l'Institut, qui ont accepté de présenter mes notes préliminaires devant l'Académie des Sciences, ainsi que MM. les Professeurs G. Petit, J.-M. Pérès et P. Bougis, Directeurs des Stations maritimes de Banyuls, Endoume et Villefranche, qui m'ont permis d'effectuer des séjours à ces dernières.

Mes débuts dans la technique histologique ont été guidés par Mme G. Mangenot et M. le Professeur R. Hovasse ; je suis heureux de trouver ici l'occasion de les assurer de ma reconnaissance.

Je tiens à remercier ici tous les chercheurs auprès de qui j'ai rencontré sympathie, conseils ou encouragements et plus particulièrement M. le Professeur E. Fauré-Frémiet, membre de l'Institut, Mme P. Heim et M. A. Cantacuzène.

Enfin, j'exprime mes sincères remerciements à mes collègues du personnel enseignant et de service de la Station Biologique de Roscoff et des différents laboratoires qu'il m'a été donné de fréquenter ; leur aide ou leur amitié m'a été en maintes occasions précieuse et c'est avec beaucoup d'émotion que je salue ici la mémoire de mon ami Georges Schotter, trop tôt arraché à l'affection des siens et à la science.

L'illustration de ce mémoire a été possible grâce à l'attribution d'une subvention par le Centre National de la Recherche Scientifique, que je remercie ici.

SOMMAIRE

PAGES

INTRODUCTION 467

HISTORIQUE 468

MATÉRIEL ET TECHNIQUES 477

PREMIÈRE PARTIE

Le noyau et sa division chez les Floridées

CHAPITRE I. — LE NOYAU AU REPOS 481

I. - FORME DES NOYAUX 481

II. - TAILLE DES NOYAUX 482

A) - Variations de la taille nucléaire selon les espèces 483

B) - Variations de la taille nucléaire dans une même plante 484

1) Difficultés d'appréciation et de comparaison des tailles nucléaires 484

2) La taille nucléaire dans les cellules initiales 485

3) La taille nucléaire dans les autres catégories cellulaires 485

III. - STRUCTURE DU NOYAU AU REPOS 487

A) - Connaissances antérieures 487

B) - Observations originales 488

CHAPITRE II. — LA DIVISION NUCLÉAIRE SOMATIQUE ... 496

I. - LA MITOSE DE TYPE NORMAL 497

Acrochaetiales (p. 497). - *Némalionales* (p. 498). - *Chaetangiales* (p. 502). - *Gélidiales* (p. 503). - *Cryptonémiales* (p. 505). - *Gigartinales* (p. 509). - *Rhodyméniales* (p. 511). - *Bonnemaisoniales* (p. 514). - *Céramiales* (*Céramiacées*, p. 518 ; *Delesséria cées*, p. 520 ; *Dasyacées*, p. 521 ; *Rhodomélacées*, p. 522).

II. - LA MITOSE DE TYPE CALLIBLÉPHARIDIEN 526

CHAPITRE III. — LES DIVISIONS NUCLÉAIRES DANS LES SPOROCYSTES 533

I. - LES DIVISIONS DANS LES TÉTRASPOROCYSTES 536

A) - Les cinèses chez les espèces à division de type normal 537

Céramiales (*Rhodomélacées*, p. 538 ; *Dasyacées*, p. 542 ; *Céramiacées*, p. 543 ; *Delesséria cées*, p. 548). - *Rhodyméniales* (p. 553). - *Gigartinales* (p. 559). - *Cryptonémiales* (p. 560). - *Chaetangiales* (p. 563).

PAGES

B) - Les cinèses chez les espèces à division de type callibléparidien 563
II. - LES DIVISIONS DANS LES POLYSPOROCYSTES 569
III. - LES DIVISIONS DANS LES DISPOROCYSTES 570

CHAPITRE IV. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES 572

I. - L'APPAREIL CHROMATINIEN 572
A) - L'appareil chromatinien dans le noyau au repos 573
1) Variabilité de la structure nucléaire chez les Floridées .. 573
a) Variabilité au sein d'un même individu (p. 573). - b) Variabilité au sein d'une même espèce (p. 574). - c) Variabilité d'une espèce à l'autre (p. 575).
2) Comparaison avec les autres groupes végétaux 576
a) Les conditions nucléaires dans les autres groupes végétaux 576
b) Les types de structure nucléaire chez les Floridées .. 578
c) L'originalité nucléaire des Floridées 579
3) Interprétation des structures nucléaires des Floridées .. 580

B) - L'appareil chromatinien pendant la mitose somatique 583
1) La prophase 583
2) La métaphase et l'anaphase 585
3) La télophase 585

C) - L'appareil chromatinien pendant les divisions dans les sporocystes 586
1) Constance, chez les Floridées, du caractère hétérotypique de la division I des sporocystes 586
2) Evolution nucléaire pendant les divisions dans les sporocystes 587
a) Prophase I (p. 587). - b) Métaphase I (p. 590). - c) Anaphase I et télophase I (p. 591). - d) Division II (p. 591).
3) Deux traits remarquables de la prophase hétérotypique : les figures de contraction (synizesis) et la syncope chromatique 591
a) Les figures de synizesis (p. 591). - b) La syncope chromatique (p. 593).
4) Méiose et apoméiose 597

D) - Les chromosomes 599
1) Leur nombre 599
a) Les méthodes de comptage (p. 599). - b) Les résultats (p. 601). - c) Les problèmes en relation avec les nombres chromosomiques (p. 602).
2) Leur morphologie 603

II. - L'APPAREIL CINÉTIQUE 604
A) - Le fuseau achromatique 604
B) - Les formations polaires 605
1) Les formations polaires au cours des divisions callibléparidiennes 606
a) Les formations polaires dans les cellules végétatives 606
b) Les formations polaires dans les tétrasporocystes .. 606
c) Interprétation de ces formations polaires 607
2) Les formations polaires au cours des divisions de type normal 609
a) Les formations polaires dans les cellules végétatives 609
b) Les formations polaires dans les tétrasporocystes .. 610

PAGES

III. - LES AUTRES CONSTITUANTS NUCLÉAIRES 613
A) - La cavité nucléaire 613
1) La division intranucléaire chez les Floridées 613
2) L'élongation prophasique calliblépharidienne 614
B) - Le nucléole 616
1) Morphologie et structure du nucléole 616
2) Composition chimique du nucléole 618
3) Le cycle nucléolaire 619

DEUXIÈME PARTIE

La place de la méiose et le cycle de développement des Floridées

CHAPITRE V. — LES APPORTS DU PRÉSENT TRAVAIL A LA CONNAISSANCE DU CYCLE DE DÉVELOPPEMENT DES FLORIDÉES 621

I. - UN POINT DE MÉTHODOLOGIE : COMMENT PROUVER L'EXISTENCE D'UNE RÉDUCTION CHROMATIQUE 622

II. - LA MÉIOSE DANS LES TÉTRASPOROCYSTES OU DANS LES ORGANES HOMOLOGUES (POLYSPOROCYSTES OU DISPOROCYSTES) 623

III. - LA MÉIOSE A L'ORIGINE DU CARPOSPOROPHYTE ... 624
A) - Les arguments en faveur de la conception classique .. 625
B) - Les arguments contraires à la théorie classique 629

CHAPITRE VI. — LES DIFFÉRENTS CYCLES DES FLORIDÉES 633

I. - CONNAISSANCES ACTUELLES SUR L'ASPECT MORPHOLOGIQUE DU CYCLE DES FLORIDÉES 633

II. - LES CYCLES DES FLORIDÉES, SELON LES CONCEPTIONS ACTUELLES 634

III. - LES CYCLES DES FLORIDÉES, SELON LES CONCEPTIONS NOUVELLES SUGGÉRÉES PAR LES RÉSULTATS DU PRÉSENT TRAVAIL 637
1) Le cycle fondamental, haplo-diplophasique et trigénétique 639
2) Les cycles dérivés, mais encore pourvus d'une sexualité 643
3) Les cycles dérivés, mais apogamiques 643

LISTE DES ESPÈCES CITÉES 647

RÉSUMÉS 651

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 657

PLANCHES I A XVII 664

INTRODUCTION

Les Rhodophycées constituent parmi les végétaux chlorophylliens un groupe singulier par de nombreux caractères, tels que leur morphologie très variée, leur biochimie particulière et surtout l'existence d'un carposporophyte qui, longtemps mal interprété, confère un grand intérêt à l'étude de leur cycle de développement.

La compréhension de ce cycle ne peut être acquise qu'avec la connaissance précise de la place de la fécondation et de la méiose. Or, si la première est relativement aisée à situer, la seconde ne peut l'être qu'à la suite de recherches caryologiques. Et il est alors surprenant de constater combien celles-ci ont été peu nombreuses depuis un demi-siècle qu'on s'est attaché à leur étude. En regard de la diversité et de l'étendue du groupe, ainsi que de l'intérêt théorique du sujet abordé, l'indigence de nos connaissances est manifeste et telle que notre ignorance est presque totale sur certains ordres, tant en ce qui concerne une certitude sur le lieu de la méiose qu'au point de vue de la cytologie descriptive. Il faut ajouter à cela que beaucoup des données dont nous disposons sont fragiles, car très incomplètes ou contradictoires et que, de ce fait, les théories ou les généralisations dont elles sont le point de départ ne peuvent être qu'incertaines.

La caryologie des algues rouges offrait donc un vaste champ d'investigations. C'est pour combler en partie les lacunes de nos connaissances dans ce domaine que j'ai entrepris ces recherches, en les limitant aux Floridées chez lesquelles j'ai étudié, sur un certain nombre d'espèces choisies dans les différents ordres, le noyau au repos, la mitose et la méiose.

Les Protofloridées ont été laissées de côté dans ce mémoire ; l'étude n'en a toutefois pas été complètement négligée et je suis même en mesure d'affirmer, d'après des observations que j'espère un jour publier par ailleurs, qu'au point de vue caryologique ces algues ne diffèrent pas fondamentalement des Floridées.

D'autre part, les observations relatives au noyau au repos et à la mitose n'ont porté que sur les cellules des sommets végétatifs, négligeant les organes spécialisés tels que les cellules axiales, les gamétocystes, les carposporophytes en voie d'évolution. Nos connaissances sur ceux-ci sont cependant, malgré le travail de Celan (1940), encore très fragmentaires, et demanderont de nouvelles études.

HISTORIQUE

Les études caryologiques sur les Floridées ont répondu à deux préoccupations essentielles ; d'une part — et surtout — préciser le cycle cytologique de l'espèce choisie, en localisant la méiose ; d'autre part, accroître nos connaissances de cytologie descriptive et comparée sur le noyau cellulaire et sa division.

Dans de nombreux travaux, ces deux objectifs ont été poursuivis de front. Toutefois, dans ce chapitre, et malgré le risque d'aboutir à des répétitions, il a paru préférable d'exposer séparément pour chaque centre d'intérêt l'historique des faits et des idées. En outre, cet exposé sera volontairement très bref et réduit à ses grandes lignes : bien mieux que dans cet historique, en effet, la revue des points de détail renfermés dans les publications antérieures trouvera sa place au fur et à mesure dans le cours de cet ouvrage, lorsqu'il sera nécessaire de les discuter et de les confronter avec les résultats nouvellement acquis.

Historique des travaux sur la localisation de la méiose et le cycle des Floridées.

C'est J.J. Wolfe (1904) qui le premier a tenté de préciser le lieu de la méiose chez une Floridée. Il s'est adressé au *Nemalion multifidum* chez lequel les seules plantes connues sont des gamétophytes monoïques. Le gamète femelle est contenu dans un *carpogone* porté par un *rameau carpogonial* spécialisé ; il subit la fécondation et le *zygote* ainsi formé se développe en un *gonimoblaste,* bouquet de filaments ramifiés dont les cellules terminales se transforment chacune en un *carposporocyste.* Si on admet que les carpospores en germant redonnent des gamétophytes, le cycle de la plante se déroule à travers deux générations, un gamétophyte d'une part et d'autre part un *carposporophyte* représenté par le gonimoblaste, issu du zygote et parasite sur le gamétophyte ; nous dirons aujourd'hui, en employant une terminologie introduite par J. Feldmann (1952), que ce cycle est *digénétique.* Mais cette description, qui n'envisage que le point de vue morphologique, doit être complétée par des précisions cytologiques et c'est à cette nécessité qu'a voulu répondre le travail de Wolfe. Pratiquant des dénombrements chromosomiques à divers endroits du cycle, cet auteur montra que les gamétophytes étaient haploïdes et que les filaments du carposporophyte, au moins dans l'organe jeune, étaient au contraire diploïdes ; la méiose n'avait donc pas eu lieu jusqu'à ce moment mais, rapprochant ce cas de celui de plantes chez lesquelles la méiose se produit en connection avec la formation des spores, Wolfe admit qu'il devait en être de même chez *Nemalion* et que la réduction chromatique devait y précéder, dans le gonimoblaste mûr, la production de carpospores. Les conclusions de Wolfe n'ont jamais été prises en considération.

Le second mémoire important est celui de S. Yamanouchi (1906) qui examine le cas d'une autre Floridée, le *Polysiphonia flexicaulis* (sous le nom de *P. violacea*). Celui-ci, comme le *Nemalion,* est connu par des gamétophytes (ici dioïques) dont les exemplaires femelles portent aussi des carposporophytes parasites développés de la même façon que dans l'exemple précédent ; mais à ces gamétophytes s'ajoute une seconde catégorie d'individus

indépendants, semblables aux premiers à un détail près : ils ne produisent pas de gamètes, mais des spores particulières, naissant toujours de la division en quatre d'une cellule-mère, d'où leur nom de *tétraspores* et celui de tétrasporophytes donné aux individus qui les produisent. Cette seconde catégorie d'individus — cela sera démontré par la suite — naît des carpospores et les tétraspores qu'elle produit engendrent de nouveaux gamétophytes ; elle représente donc une troisième génération, intercalée dans le cycle entre le carposporophyte et les gamétophytes : nous dirons aujourd'hui qu'un tel cycle est *trigénétique*. Par un travail minutieux, Yamanouchi étudie cytologiquement toutes les étapes du déroulement de ce cycle et, dans un mémoire abondamment illustré, expose ses conclusions : les gamétophytes sont haploïdes, tandis que carposporophyte et tétrasporophyte sont diploïdes ; la méiose a lieu à la formation des tétraspores.

Peu après, d'autres travaux effectués sur d'autres espèces possédant elles aussi à la fois des gamétophytes et des tétrasporophytes : *Griffithsia bornetiana* (F.T. Lewis, 1909), *Delesseria sanguinea* et *Nitophyllum punctatum* (N. Svedelius, 1911 et 1914 a), *Rhodomela virgata* (H. Kylin, 1914), confirment les résultats de Yamanouchi.

Mais, les conclusions de Wolfe n'ayant pas été acceptées, le comportement cytologique des Floridées sans tétrasporophytes restait encore un mystère, jusqu'à ce que N. Svedelius apporte une réponse. Cet auteur, étudiant une algue de ce type, le *Scinaia furcellata* (1915), montre que la méiose s'y rencontre immédiatement après la fécondation, dès la première division du zygote, et qu'ainsi tout le cycle — sauf le zygote — se déroule à l'état haploïde.

A la suite de ce travail, Svedelius est amené à proposer la distinction, chez les Floridées, de deux catégories définies par le cycle de développement. Les unes, appelées *Floridées haplobiontiques* sont, comme le *Scinaia*, représentées par *une seule sorte* d'individus indépendants (les gamétophytes) et, chez elles, la méiose a lieu lors de la première division du zygote. Les autres, dites *Floridées diplobiontiques* (1), comprennent, comme le *Polysiphonia, deux sortes* d'individus indépendants (les gamétophytes et les tétrasporophytes) : la méiose accompagnant la formation des tétraspores, le cycle se déroule en partie à l'état haploïde et en partie à l'état diploïde.

Ces idées jouirent, immédiatement, d'une grande faveur, qui leur vint de toute une série de confirmations cytologiques. Le cycle cytologique découvert par Yamanouchi, déjà confirmé comme on l'a vu, se retrouvait encore chez *Griffithsia corallinoides* (Kylin, 1916 a) et chez *Corallina officinalis* (Yamanouchi, 1921) et apparaissait généralisable à toutes les Floridées diplobiontiques ; par ailleurs, toutes les recherches caryologiques effectuées sur des haplobiontes : *Nemalion multifidum* (H. Kylin, 1916 c ; R.E. Cleland, 1917), *Bonnemaisonia asparagoides* (Kylin, 1916), *Batrachospermum moniliforme* (Kylin, 1917), *Asparagopsis armata* et *Bonnemaisonia asparagoides* (Svedelius, 1933) s'accordaient pour y retrouver toujours le cycle cytologique du *Scinaia*. L'ensemble donnait une cohérence remarquable à la théorie de Svedelius et vers les années 1920-1930 la tendance était, de plus en plus, à considérer qu'il n'existait chez les Floridées que deux types de cycles, et que l'haplobiontie était une caractéristique systématique essentielle de l'ordre des Némalionales et aussi des Protofloridées (P. Dangeard, 1927 a et 1927 b).

La réalité ne tarda pas cependant à se montrer beaucoup moins simple.

---

(1) Les adjectifs *haplobiontique* et *diplobiontique* (ainsi que les substantifs correspondants *haplobionte* et *diplobionte*, qui ont été utilisés par la suite) n'ont pas été employés toujours avec leur acception originelle. Malgré les protestations de N. Svedelius (1931), on avait confondu haplobionte avec haplonte, et diplobionte avec diplonte. En France, notamment, ce n'est que depuis la mise au point de J. Feldmann (1952) qu'une saine réaction s'est amorcée contre l'emploi illégitime de ces termes.

Certes, les données cytologiques obtenues jusqu'alors ne furent pas remises en cause. Au contraire, il se trouva encore des travaux cytologiques pour montrer, avec plus ou moins de bonheur mais sans jamais infirmer les idées acquises, que d'autres Némalionales (*Chaetangium saccatum* : M.T. Martin, 1939 ; *Lemanea australis* : J.H. Mullahy, 1952) possédaient un cycle de type *Scinaia* ; et d'autres encore, en bien plus grand nombre, pour apporter des arguments en faveur de la présence d'une méiose au moment de la formation des tétraspores chez les espèces diplobiontiques suivantes : *Cystoclonium purpurascens* (sous le nom de *C. purpureum*), *Chylocladia verticillata* (sous le nom de *C. kaliformis*), *Phycodrys rubens* (sous le nom de *P. sinuosa*), *Delesseria sanguinea, Polysiphonia nigrescens, Laurencia pinnatifida* (H. Kylin, 1923) ; *Laurencia hybrida* et *L. pinnatifida, Chondria dasyphylla* (M.A. Westbrook, 1928) ; *Spermothamnion repens* var. *turneri* (sous le nom de *S. turneri* : K.M. Drew, 1934) ; *Brongniartella byssoides, Rhodomela confervoides* (sous le nom de *R. subfusca*), *Laurencia hybrida* et *L. pinnatifida, Chondria tenuissima* et *C. dasyphylla, Dasya arbuscula, Ceramium flabelligerum, Callithamnion brachiatum* (Westbrook, 1935) ; *Lomentaria clavellosa* (N. Svedelius, 1937) ; *Plumaria elegans* (Drew, 1939) ; *Melobesia farinosa* et *Grateloupia lithophila* (M.S. Balakrishnan, 1947 et 1949) ; *Polysiphonia platycarpa* (M.O.P. Iyengar et M.S. Balakrishnan, 1950) ; *Callithamnion corymbosum* (H. Hassinger-Huizenga, 1953) ; *Polyides rotundus* (C.S.P. Rao, 1956) ; *Furcellaria fastigiata* (A.P. Austin, 1960 b). Mais, à côté de toutes ces confirmations cytologiques, d'autres données nouvelles sur le cycle de certaines espèces, bien que le plus souvent d'ordre morphologique, montrèrent que la conception de Svedelius ne pouvait suffire à rendre compte de tous les cas.

Ainsi, dès 1929, L.K. Rosenvinge décrivait chez *Phyllophora brodiaei* un cycle très différent de ceux qu'on connaissait jusqu'alors ; chez cette espèce, en effet, le carpogone ne se développe pas en un carposporophyte, mais en un tétrasporophyte réduit et parasite, dans les sporocystes duquel se place très vraisemblablement la méiose, si on en croit les recherches de H. Claussen (1929). On était bien là en présence d'un haplobionte, mais d'un haplobionte à cycle cytologique différent de celui du *Scinaia*.

Beaucoup plus déroutante encore fut la découverte de tétraspores chez des espèces appartenant à l'ordre des Némalionales, considérées jusqu'alors comme dépourvues de ces organes.

Chez certaines de celles-ci, en effet, telles *Liagora tetrasporifera* (F. Boergesen, 1927) et *Helminthocladia agardhiana* (J. Feldmann, 1939, sous le nom de *H. hudsoni*), les carposporocystes subissent une division en quatre et libèrent donc des tétraspores (carpotétraspores). Bien qu'aucune étude caryologique n'en ait été faite, Svedelius (1931) admit que la production de ces dernières s'accompagnait d'une réduction chromatique, que le carposporophyte était diploïde et que, tout comme dans le cas précédent, ces algues étaient haplobiontiques tout en étant haplo-diplophasiques.

Chez d'autres, les tétraspores sont portées par de véritables tétrasporophytes indépendants. Tel est le cas de certains *Galaxaura* étudiés cytologiquement par Svedelius (1942) lui-même et chez qui la méiose siège à la formation des tétraspores ; ce sont donc des diplobiontes de cycle identique à celui de *Polysiphonia* et la découverte de ce type de cycle, dans un ordre considéré jusqu'alors comme uniquement formé d'haplobiontes, conduisit à revenir sur l'importance systématique accordée auparavant à ce caractère.

Chez d'autres enfin, chez lesquelles la méiose zygotique avait cependant été démontrée (Svedelius, 1933), on découvrit, à la suite des beaux travaux de J. et G. Feldmann (1942), l'existence de tétrasporophytes, naissant de la germination des carpospores, d'une morphologie très différente de celle des gamétophytes, et tenus jusqu'alors pour des espèces distinctes. C'est

ainsi que les tétrasporophytes du *Bonnemaisonia asparagoides* et de l'*Asparagopsis armata* ne sont autres, respectivement, que l'*Hymenoclonium serpens* et le *Falkenbergia rufolanosa* (J. et G. Feldmann, 1942), et que celui du *Bonnemaisonia hamifera* était jusque-là connu sous le nom de *Trailliella intricata* (R. Harder et W. Koch, 1949). Ces six entités systématiques ne représentent donc, en réalité, que trois espèces qui, possédant à la fois des gamétophytes et des tétrasporophytes indépendants, sont des diplobiontes, mais des diplobiontes à cycle cytologique entièrement haplophasique puisque — du moins chez les deux premières espèces — il est démontré (Svedelius, 1933) que la méiose a lieu immédiatement après la fécondation.

K.M. Drew (1944) fut le premier auteur à récapituler ces difficultés, et à souligner les insuffisances de la conception initiale de Svedelius et aussi celles de l'ensemble de nos connaissances cytologiques en matière de cycles ; elle proclama en outre la nécessité d'entreprendre, avant tout nouvel essai de synthèse, un vaste programme d'études, d'ordre caryologique en particulier, sur les différents types de cycles et notamment les cycles aberrants.

On sait, en effet, depuis longtemps, que chez de nombreuses Floridées on peut rencontrer côte à côte sur le même individu des organes sexuels et des tétraspores ; que chez d'autres, il existe des types particuliers d'organes reproducteurs : monospores, paraspores, dispores, polyspores, etc., qui, selon les cas, constituent les seules cellules reproductrices connues, ou bien viennent en remplacement, semble-t-il, des tétraspores ; que des espèces, enfin, sont représentées uniquement par des tétrasporophytes ou par des tétrasporophytes et des gamétophytes d'un seul sexe.

Yamanouchi (1907), Lewis (1909) et Svedelius (*Nitophyllum punctatum*, 1914 b) avaient montré que les sporocystes se développant sur des gamétophytes ne présentaient pas de méiose. B. Schussnig et L. Odle (1927), étudiant le même cas chez *Spermothamnion repens* (sous le nom de *S. roseolum*), aboutissaient à des conclusions identiques, sans qu'on puisse toutefois prendre en considération leur travail entièrement dénué de preuves cytologiques valables. Chez *Rhodymenia palmata* où les gamétophytes femelles n'existent pas — ce qui élimine la possibilité d'une fécondation et par conséquent d'une réduction chromatique — bien qu'existent régulièrement des gamétophytes mâles à côté de tétrasporophytes, Westbrook (1928) observa, dans les tétrasporocystes en division, des images caractéristiques d'une prophase méiotique, mais sans pouvoir conclure définitivement à la présence d'une réduction chromatique.

Svedelius (1937) eut plus de succès avec *Lomentaria orcadensis*, représenté en Suède uniquement par des tétrasporophytes, en montrant que chez cette espèce les sporocystes produisent des tétraspores apoméiotiques.

Mais c'est surtout Drew qui, donnant l'exemple, s'attaqua à la résolution cytologique des problèmes posés par les cycles aberrants. En 1934 (puis 1943), elle débrouillait le cas complexe du *Spermothamnion turneri*. Sachant qu'il existe chez cette espèce des individus normaux et des gamétophytes porteurs de tétrasporocystes, elle montrait qu'à côté de plantes normales (gamétophytes haploïdes et tétrasporophytes diploïdes), à alternance de générations du type *Polysiphonia*, les gamétophytes anormaux sont diploïdes ; leurs tétrasporocystes fournissent après méiose des tétraspores haploïdes normales ; leurs organes sexuels sont fonctionnels et le gamète femelle (diploïde) peut être fécondé par une spermatie haploïde ou diploïde ; dans le premier cas, les carpospores formées sont triploïdes et engendrent des individus triploïdes et stériles, alors que dans le second elles sont tétraploïdes mais non viables, puisqu'on ne rencontre pas d'individus tétraploïdes dans la nature. Dans deux autres travaux, elle montrait, en outre, que les polyspores de *Spermothamnion snyderae* (1937) sont homologues des tétra-

spores des autres espèces à cycle de type *Polysiphonia* et (1939) que les paraspores, dont sont porteurs certains individus des populations septentrionales de *Plumaria elegans*, sont produites sans intervention d'une réduction chromatique ; les plantes sur lesquelles elles se forment, d'origine exacte encore inconnue, sont triploïdes et constituent, à côté des plantes normales (gamétophytes et tétrasporophytes), un cycle asexué qui ne peut se maintenir que grâce à l'existence de ces paraspores.

L'exemple donné ainsi par Drew a été suivi par S. Suneson qui a fourni, dans une remarquable publication (1950), une explication du cas des Corallinacées à dispores. Le problème avait déjà été abordé par R. Bauch (1937) mais les conclusions de celui-ci, non appuyées sur des faits cytologiques significatifs, n'entraînaient pas la conviction. Se basant, au contraire, sur une étude caryologique approfondie, Suneson a montré que, chez deux espèces de *Lithophyllum*, une réduction chromatique accompagne la formation des dispores binucléées, qui sont ainsi homologues des tétraspores normales, alors que ce phénomène n'existe pas lors de la division qui conduit aux dispores uninucléées ; ce dernier cas est en accord avec le fait que les espèces qui, tel *Lithophyllum litorale* (sic), ne produisent que des spores apoméiotiques de ce type sont dépourvues de gamétophytes et possèdent de ce fait un cycle asexué et nécessairement apogamique.

Une autre contribution très intéressante a été plus récemment apportée par H. Hassinger-Huizenga (1953) qui a étudié *Callithamnion corymbosum*. Cette espèce, à cycle de type *Polysiphonia*, présente parfois dans la nature des individus portant à la fois des tétrasporocystes et des organes sexuels ; de tels individus sont apparus aussi dans les cultures et l'étude cytologique a montré que leur stock chromosomique renfermait un chromosome de plus que les plantes normales, ce qui tend à les rapprocher de certains intersexués observés chez d'autres organismes.

Historique des travaux de cytologie descriptive

L'aspect descriptif des études caryologiques a été fréquemment négligé par les auteurs dont l'ambition, le plus souvent, s'est bornée à la démonstration de la présence d'une réduction chromatique. Il est très regrettable qu'ainsi la contribution apportée par nombre de travaux se limite à quelques figures destinées à appuyer un dénombrement de chromosomes, ou à un nombre très restreint d'images caractéristiques de la mitose ou de la méiose et que beaucoup de détails pourtant importants soient signalés de façon très accessoire ou passés sous silence.

Certes, l'étude caryologique des Rhodophycées n'est pas une besogne enthousiasmante, tellement elle est pleine d'aléas et d'obstacles techniques auxquels il est trop souvent fait allusion ailleurs dans ce travail pour qu'on doive insister ici. Toutefois, malgré ces difficultés, quelques auteurs — bien peu nombreux en un demi-siècle ! — se sont attachés à publier des descriptions très complètes et abondamment illustrées de mitoses et de méioses. Les documents que nous possédons ainsi sont de valeur très inégale et sont tous, à des degrés divers, le reflet des conceptions et des théories de leur époque sur les phénomènes nucléaires et beaucoup de celles-ci sont depuis tombées en désuétude. Examinons-en successivement les principaux centres d'intérêt.

1. *L'évolution de la chromatine au cours du cycle mitotique.*

Nous savons de façon certaine, depuis plusieurs décennies, que le nucléole ne prend aucune part directe à la constitution des chromosomes et que ceux-ci dérivent entièrement du réticulum. Cette certitude n'a pu être acquise que par l'emploi généralisé de la réaction nucléale de Feulgen

et c'est bien aussi par l'usage de cette dernière que M.A. Westbrook (1930 a et 1930 b, 1935) a pu l'étendre aux Floridées.

D'autres auteurs cependant étaient déjà parvenus au même résultat par la seule utilisation des colorations à l'hématoxyline. C'est le cas de Yamanouchi qui, dès 1907, publiait une étude cytologique très complète de *Polysiphonia* remarquable par sa clarté et sa précision, puis en 1921 une autre de *Corallina officinalis*. C'est également le cas de Kylin chez *Rhodomela virgata* (1914) et *Griffithsia corallina* (1916), de Cleland chez *Nemalion multifidum* (1919), enfin de Westbrook elle-même chez plusieurs espèces (1928). Depuis 1935, aucune publication ne met plus en doute, chez les Floridées, que la prophase se déroule selon le schéma classique, à l'exception du travail de J.H. Mullahy cité ci-dessous.

Cette interprétation de l'évolution prophasique, universellement admise aujourd'hui, n'a pourtant pas été la seule et plusieurs auteurs, inspirés en partie par la mitose de certains protistes renfermant un caryosome, ont voulu voir dans le nucléole un organite prépondérant dans le déroulement de la caryocinèse.

C'est ainsi que, pour certains, le nucléole représenterait le lieu de stockage de la chromatine dans le noyau au repos. Wolfe (1904), par exemple, voit chez *Nemalion* cette chromatine, occupant surtout la périphérie du nucléole, former en prophase une série de glomérules (peut-être même en nombre double de celui des chromosomes) d'où elle « s'écoule » vers la périphérie du suc nucléaire pour y constituer ces derniers. Une interprétation très voisine est proposée par Lewis (1909) tandis que Cleland (1919), bien qu'ayant décrit la prophase selon le schéma admis aujourd'hui, pense qu'en télophase les chromosomes anaphasiques constituent tout d'abord un nucléole qui restitue ensuite la chromatine au réseau du noyau-fils. Récemment, Mullahy (1952) a jugé nécessaire de reprendre l'interprétation de Wolfe pour rendre compte du déroulement prophasique chez *Lemanea*.

Pour d'autres auteurs, le nucléole, contenant toujours la chromatine à l'état quiescent, donnerait naissance aux chromosomes par une simple fragmentation ; c'est du moins ce qu'on peut penser à la lecture des mémoires assez confus de B. Schussnig et R. Jahoda (1928), de W.T. Mathias (1928) et de H.E. Petersen (1928). Westbrook (1930 et 1935), revenant sur une partie de ces travaux, a montré qu'il n'y avait pas lieu de retenir une telle interprétation.

Pour Svedelius, enfin, le nucléole peut dans certains cas recevoir les chromosomes contenus dans l'enchylème voisin et ceci pendant un temps variable durant le cycle mitotique. Ainsi, chez *Delesseria* (1911), c'est, au cours de la première division du tétrasporocyste, pendant le synapsis que se produirait cette migration (non signalée au cours de la mitose somatique étudiée conjointement) ; les chromosomes ressortiraient à la diacinèse. Chez *Lomentaria orcadensis* (1937), les phénomènes sont encore plus singuliers ; toute l'évolution chromosomique dans le tétrasporocyste s'effectue dans le nucléole ; les chromosomes y pénètrent, s'y divisent, s'y répartissent en deux lots et chacun de ceux-ci est emporté par une des moitiés du nucléole qui s'est scindé en deux ; le noyau se divise à son tour, puis pour chacun des noyaux-fils le processus se renouvelle, identique, pour aboutir aux quatre noyaux de la tétrade.

2. *Les formations polaires.*

Les cytologistes du début du siècle se sont beaucoup préoccupés de rechercher les centrosomes et d'en étudier la destinée. Actuellement, l'intérêt pour cette question a beaucoup diminué sans que, malgré le nombre considérable d'observations accumulées, nous possédions beaucoup d'idées claires à son sujet : on est maintenant certain de leur réalité dans quelques cas, puisqu'ils apparaissent, en microscopie électronique, doués d'une structure

tout à fait particulière ; mais par ailleurs on est dérouté par leur étonnante variabilité de forme, de taille, de comportement dans tout le monde vivant.

Il en a été signalé plusieurs cas chez les Floridées, et qui peuvent se ramener *grosso modo* à deux types.

Dans les cellules somatiques, il s'agit ordinairement de *petits grains très colorables,* présents quelquefois dès la prophase, mais le plus souvent aperçus seulement en métaphase.

Rares sont les auteurs qui les ont observés pendant la prophase. Yamanouchi les décrit en détail chez *Polysiphonia* et *Corallina,* où ces « corps centrosomoïdes » apparaissent de façon très constante dès le début de la prophase, au milieu de deux masses de « kinoplasme » qui, dès ce moment, marquent l'emplacement des pôles du futur fuseau ; ils grossissent progressivement pour constituer, en fin de prophase, deux volumineuses « centrosphères » qui persistent jusqu'en télophase. Chez *Nemalion,* Wolfe les avait déjà observés en début de prophase, entourés d'une zone claire et situés dans le cytoplasme très près du noyau (1904, fig. 53) ; mais il n'avait pu en suivre l'évolution prophasique avant de les retrouver, inchangés, en métaphase. Plus près de nous, Mullahy a rapporté la présence de centrosomes chez *Lemanea* pendant toute la prophase et la métaphase où leur taille a seulement un peu augmenté ; autant qu'on puisse en juger par les figures fournies, les grains polaires sont, pendant la prophase, localisés à l'intérieur de la membrane nucléaire et plaqués contre celle-ci.

Les quelques autres auteurs qui signalent l'existence de ces formations pendant la mitose n'ont pu les apercevoir qu'en métaphase.

Lewis (1909) n'avait vu chez *Griffithsia* que des calottes polaires. Mais ce sont bien des grains de petite taille et très colorables que figure Svedelius chez *Scinaia* (1915) et *Asparagopsis* (1933) aux pôles du fuseau de première division de l'œuf et qui serait selon lui la métaphase hétérotypique, ce qui est douteux comme on le verra plus tard. Kylin (1916 c) et Cleland (1919), de leur côté, confirment chez *Nemalion* les observations de Wolfe sur la présence quasi constante de grains identiques en métaphase mitotique. Par la suite, toutefois, il ne se trouve plus — jusqu'à Mullahy cité ci-dessus — que Westbrook (1928 et 1935) pour en avoir observé *très rarement* quelques exemples chez *Laurencia pinnatifida* et un seul cas chez *Dasya arbuscula.*

Dans les tétrasporocystes on retrouve aussi ces formations. Parfois elles y sont en forme de grains de petite taille comme précédemment. Yamanouchi, qui les a observées apparaissant ainsi de façon constante en fin de prophase, chez *Polysiphonia* et *Corallina,* constate qu'ensuite elles évoluent, tout comme dans les divisions somatiques, pour former des corps plus volumineux et beaucoup moins bien définis. D'autres auteurs aussi les ont retrouvées ainsi, mais alors seulement en métaphase et toujours de façon inconstante, voire exceptionnelle. C'est le cas pour Svedelius (*Delesseria,* 1911), Kylin (*Rhodomela,* 1914), Westbrook (*Rhodymenia,* 1928), Mathias (*Callithamnion,* 1928). Suneson, de son côté, les figure assez distinctement (1950, fig. 5 h) chez *Lithophyllum corallinae,* sans toutefois les mentionner dans le texte correspondant.

Mais plus fréquemment, c'est à des organites de caractères un peu différents que l'on a affaire ; beaucoup plus volumineux, ils se présentent sous l'aspect d'amas de cytoplasme dense et homogène, compact, peu colorable (« kinoplasme »). Ils peuvent être en forme de boules assez régulières, les *centrosphères,* comme chez *Corallina* (B.M. Davis, 1898), *Nitophyllum* (Svedelius, 1914) ; mais aussi, selon d'autres auteurs, ils peuvent constituer des *calottes polaires :* Lewis (*Griffithsia,* 1909), Drew (*Spermothamnion turneri,* 1934), et aussi Rao (*Polyides,* 1956) qui en donne une excellente illustration sur une figure de fin de prophase hétérotypique (sa fig. 5 f).

Schussnig et Jahoda (1928) ont été les seuls à décrire une « centrosphère » pourvue de deux petits « centrioles » jumelés et situés *à l'intérieur* du noyau (quiescent ?) chez *Wrangelia.*

3. *Les divisions intranucléaires.*

D'ordinaire, comme on le sait, la membrane nucléaire disparaît à la fin de la prophase, aussi bien en mitose qu'en méiose ; le suc nucléaire, mis ainsi en contact avec le cytoplasme, peut s'y répandre, laissant libre le fuseau métaphasique. Mais il arrive aussi que la membrane persiste beaucoup plus longtemps, jusqu'en anaphase et même au-delà, retenant jusque là à son intérieur suc nucléaire et fuseau.

Plusieurs exemples de telles *divisions intranucléaires* ont été citées chez les Floridées. Ainsi, il en est figuré de beaux exemples, entre autres, chez *Polysiphonia* où la membrane nucléaire ne disparaît qu'en fin de métaphase (Iyengar et Balakrishnan, 1950), ou en anaphase (Yamanouchi, 1907), chez *Grateloupia lithophila* d'après Balakrishnan (1949), et aussi chez *Lithophyllum* (Suneson, 1950).

L'accord des différents auteurs, à ce propos, n'est d'ailleurs pas toujours parfait, et la présence de divisions intranucléaires chez *Nemalion,* affirmée par Wolfe puis par Cleland, ainsi que chez *Griffithsia* (Lewis), est niée par Kylin (1916c, 1916a) chez ces mêmes genres.

Un cas très particulier de division intranucléaire a été décrit par Svedelius (1937). Selon cet auteur, à la fois chez *Lomentaria clavellosa* et chez *L. orcadensis,* les deux cinèses successives du tétrasporocyste se déroulent sans qu'à aucun moment les membranes nucléaires disparaissent.

4. *Les caractères de la méiose.*

La bibliographie ne nous apporte, sur le déroulement de la méiose lors des premières divisions du zygote, que des renseignements quasi inexistants si on excepte ceux dûs à Cleland et qui seront examinés plus tard dans la suite de ce mémoire. Aussi ne sera-t-il question dans ce chapitre que de la *méiose dans les sporocystes.*

Les traits marquants de la méiose — stades de la prophase hétérotypique, et présence de deux divisions successives — sont suffisamment caractéristiques pour avoir été le plus souvent bien observés et en général bien décrits dans la plupart des travaux consacrés aux Floridées. Il faut toutefois bien spécifier que les études publiées jusqu'à présent sont le plus souvent incomplètes, les auteurs s'étant trop fréquemment limités à ne produire que les preuves strictement suffisantes pour démontrer l'existence — ou l'absence — d'une réduction chromatique. Les mémoires étendus et bien illustrés sur le déroulement du phénomène sont très rares et on ne peut guère citer que ceux de Yamanouchi (1907), Lewis (1909), Kylin (1916 a et 1916 c), Drew (1934) et ceux, plus récents, de Iyengar et Balakhrishnan (1950) et Austin (1960). Il faut aussi indiquer qu'un certain nombre d'auteurs ont décrit des méioses au déroulement anormal : Lewis (*Griffithsia,* 1909), Svedelius (*Delesseria,* 1911), Schussnig et Jahoda (*Brongniartella* et *Wrangelia,* 1928), Svedelius (*Lomentaria clavellosa,* 1937).

L'état de filaments très étirés sous lequel se présente l'appareil chromatique au cours des premiers stades de la division hétérotypique a, depuis toujours, attiré l'attention des cytologistes. Les premiers auteurs y ont vu un filament continu, le *spirème,* qui, se scindant transversalement par la suite, fournirait les chromosomes. Bien qu'une telle interprétation ait été, très tôt, reconnue erronée, les algologues ont longtemps continué à employer ce terme pour désigner ces stades filamenteux.

La présence de ces derniers, d'autre part, a toujours été plus ou moins considérée comme une preuve de l'existence d'une méiose. C'est notamment

l'argument majeur invoqué par Kylin (1923) pour affirmer que la réduction chromatique avait lieu dans les tétrasporocystes de toute une série d'espèces. Mais ce n'est en vérité que depuis Westbrook (1935) que cette assertion possède des bases solides. Cet auteur, dans le seul travail d'ensemble que nous possédions jusqu'à présent sur la méiose chez les Floridées, a montré que les interprétations insolites que Schussnig et Jahoda (1928), ainsi que Mathias (1928), avaient données des processus d'édification des chromosomes au cours de la division dans les tétrasporocystes, n'étaient pas fondées. Elle conclut au contraire que dans ceux-ci, qui sont le lieu d'une réduction chromatique, la première division débute par un spirème (1) s'opposant aux stades non filamenteux des prophases mitotiques, et alors caractéristique d'une méiose. Les quelques exceptions que souffre cette règle sont parfaitement explicables, soit par des figures peu nettes par suite de l'exiguïté (*Lomentaria clavellosa*) ou de la faible chromaticité du noyau (*Corallina officinalis*), soit par une absence de méiose très vraisemblable dans une population représentée uniquement par des tétrasporophytes (*Dasya ocellata*).

Un autre fait fort intéressant mis en lumière par les travaux de Westbrook (1928 et 1935) est la présence, chez les Floridées, d'un « resting-stage » que plus récemment j'ai proposé de nommer *Syncope prophasique* (Magne, 1954). Ce stade, qui se situe à peu près au milieu de la prophase hétérotypique, est caractérisé par une déspiralisation, souvent extrêmement poussée, de l'appareil chromatique, alors que les chromosomes sont en pachy- ou diplonéma ; il est de très longue durée et simule un état de repos, ce qui a induit en erreur beaucoup d'anciens auteurs qui n'en avaient pas saisi la signification. On retrouve cette évolution très couramment dans le règne animal au cours de la maturation des ovocytes, mais beaucoup plus rarement chez les végétaux ; elle semble un trait constant chez les Floridées.

(1) Westbrook n'est pas dupe de ce terme puisqu'elle précise (1935, p. 568) : « Spireme is used throughout as a general term for the stage where the chromosomes form relatively long threads at the periphery of the nuclear cavity. »

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les algues utilisées au cours de ce travail ont été récoltées, soit en eau douce (*Lemanea, Batrachospermum*), soit en mer et alors à proximité des Laboratoires maritimes de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), de Villefranche-sur-Mer (Alpes-Maritimes) et surtout de Roscoff (Finistère), au cours de dragages ou, plus souvent, à pied sur la grève. Il n'a été que très rarement fait usage d'algues cultivées en aquarium.

L'*observation vitale* n'a pas été négligée, bien qu'elle ne soit que d'un secours limité dans l'étude du noyau. Elle permet d'observer la position, le nombre, la forme et le volume des noyaux — ce qui peut conduire à d'utiles comparaisons avec le matériel fixé — mais seulement très peu de choses dans la cavité nucléaire elle-même : le nucléole seul, et parfois aussi les « cavités » qu'il peut contenir, sont susceptibles d'être observés ; la caryolymphe apparaît optiquement vide, sauf dans certains cas exceptionnels où, dans les tétrasporocystes en prophase I, se devinent les cordons chromatiques du pachynema.

La presque totalité des observations utilisables a porté sur du matériel fixé, converti en préparations histologiques permanentes et coloré. La manipulation histologique des Floridées est souvent délicate et les différents points des techniques retenues au cours de ce travail doivent être ici précisés.

Fixation.

Il est indispensable que la fixation intervienne au moment où se produisent les mitoses. Beaucoup d'auteurs ont préconisé des fixations nocturnes (Wolfe, 1904 ; Lewis, 1909 ; Svedelius, 1911 ; Iyengar et Balakrishnan, 1950 ; Mullahy, 1952) tandis que d'autres (Westbrook, 1928 ; Drew, 1934 ; Rao, 1956) ont constaté que les divisions sont indépendantes de l'heure de la journée. Ma propre expérience m'a montré que cette dernière opinion était la plus correcte ; mes fixations ont été, en très grande majorité, effectuées au moment des basses mers de vive eau, qui se situe, à Roscoff, entre 11 et 15 heures, sans que ceci ait eu de répercussion sur la richesse en mitoses du matériel. Cette dernière semble beaucoup plus dépendre du choix des parties à fixer (qui doivent être en voie de croissance) et d'un bon état du matériel (qui doit être fixé dès sa récolte, sur la grève elle-même), que de l'heure de la fixation.

Les liquides fixateurs retenus au cours de ce travail sont les suivants :

— liquide de Meves ou de Flemming (fort) sans acide acétique (acide chromique à 1 % : 15 parties ; acide osmique à 2 % : 4 parties). Ce fixateur sert aussi de base aux deux suivants ;
— liquide de Benda (liquide de Meves : 20 ml ; acide acétique à 5 % : 3 à 4 gouttes) ;
— liquide de Flemming faible (liquide de Meves : 3 ml ; eau de mer : 6 ml ; acide acétique pur : 1 ml) ;
— liquide de Helly (cf. Langeron, 1949, p. 426) ;
— liquide chromo-acétique (cf. Johansen, 1940, p. 269) ;
— liquide de Karpechenko-Papenfuss (cf. Papenfuss, 1946, p. 422) ;
— liquide de Westbrook (cf. Westbrook, 1935, p. 565).

Le plus employé a été le liquide de Westbrook, bien qu'il détermine une contraction non négligeable du noyau ; cet inconvénient est compensé par la grande netteté des images qu'il permet d'obtenir.

La durée de fixation a été de 1 à 2 heures pour les fixateurs osmiés et de 4 à 12 heures (le plus souvent 6 heures) pour les autres, cette durée pouvant d'ailleurs être réduite à 1 heure seulement pour les espèces filamenteuses délicates. Les espèces calcifiées se décalcifient de façon satisfaisante dans les fixateurs acétiques renouvelés plusieurs fois.

La fixation a toujours été suivie d'un lavage soigneux et, en cas de besoin, les pièces ont été conservées dans de l'eau additionnée d'une trace de formol.

Confection des préparations durables.

Les deux méthodes, par coupes histologiques et par écrasements, ont été employées conjointement.

La méthode des coupes histologiques a été pratiquée selon la technique classique, avec enrobage dans la paraffine et utilisation du microtome de Minot ; deux modifications, toutefois, l'ont rendue plus efficace : l'emploi presque systématique de la double inclusion gélose-paraffine selon E. Chatton (1923) et la déshydratation du matériel avant enrobage par l'alcool butylique selon M^lle^ Larbaud (1921).

La méthode par écrasement a été précieuse pour le traitement de bien des espèces supportant très mal, ou pas du tout, la méthode précédente. Le procédé ayant donné les meilleurs résultats est le suivant.

Le matériel trop ferme doit d'abord être ramolli, par macération dans une solution faible de carbonate de sodium, qui donne en général de meilleurs résultats que le traitement à l'acide chlorhydrique préconisé par K.M. Drew (1945). Le matériel, divisé en petits fragments, est disposé dans une très petite quantité d'eau sur une lame porte-objet gélatinée (lame parfaitement nettoyée, plongée dans une solution de gélatine à 0,5 % puis séchée), puis recouvert d'une lamelle couvre-objet et écrasé ; immédiatement ensuite, le tout est plongé dans de l'alcool absolu et la lamelle se détache alors, le plus souvent sans entraîner le matériel qui demeure adhérent à la lame de façon suffisante pour que la préparation puisse être, par la suite, traitée comme si elle supportait des coupes au microtome ; toutefois, dans le cas des préparations destinées à subir l'hydrolyse au cours de la méthode de Feulgen, il est prudent de procéder à un collodionnage (voir M. Langeron, 1949, p. 522).

Dans les tissus traités par ce procédé, la membrane des cellules conserve son intégrité et on pourrait croire qu'elle fait obstacle par la suite au passage des réactifs et des colorants. En réalité, cet inconvénient ne se manifeste que rarement dans la pratique.

Colorations.

Les seules colorations couramment employées au cours de ces recherches ont été : 1° la coloration par l'hématoxyline de Heidenhain ; 2° la méthode de Feulgen (réaction nucléale).

On trouvera les renseignements fondamentaux concernant ces deux techniques dans le Précis de Microscopie de Langeron, p. 566 et p. 1.228. Quelques modifications leur ont été apportées. Ainsi, les durées du mordançage et de la coloration, au cours de la méthode à l'hématoxyline, ont souvent dû être réduites, parfois à 1 heure seulement, par suite de la grande sidérophilie des membranes ou des cytoplasmes ; en outre, la régression par l'acide picrique en solution aqueuse, préconisée par T. Hsu-Chuan (1930), s'est montrée bien supérieure à l'emploi classique de l'alun

de fer et lui a été préférée. Au cours de l'application de la réaction de Feulgen, une durée d'hydrolyse de 15 à 17 minutes a toujours donné de bons résultats, quel que soit le fixateur employé ; en cas de préparations par écrasement, le lavage à l'eau sulfureuse a été particulièrement soigné, par un renouvellement fréquent des bains de courte durée.

La coloration par le mélange de Unna (vert de méthyle-pyronine) a été employée, en connection avec le test de Brachet à la ribonucléase (J. Brachet, 1940). Cette méthode, dont on ne peut se passer pour la détection histochimique des ribonucléoprotéines, ne donne en général pas de bons résultats chez les Floridées ; le vert de méthyle ne colore que faiblement la chromatine, tandis que la pyronine se fixe énergiquement sur beaucoup de membranes squelettiques, obscurcissant les préparations au point que la méthode est presque toujours inapplicable aux préparations par écrasement.

La coloration au carmin acétique après fixation par l'alcool acétique, selon la méthode de M.B.E. Godward avec mordançage préalable par l'alun de fer (Godward, 1948 ; Rao, 1953 ; Austin, 1959) a été utilisée à plusieurs reprises. Elle donne de très bons résultats pour l'étude des chromosomes, mais de très mauvais pour celle des structures très fines et en particulier du réseau nucléaire.

La coloration à la brésiline, employée par Drew (1934), a donné de très bons résultats, semble-t-il, entre les mains de cet auteur ; personnellement, je n'ai pu obtenir, en l'utilisant, que des images très inférieures à celles que donne la méthode de Feulgen.

PREMIÈRE PARTIE

Le noyau et sa division chez les Floridées

CHAPITRE PREMIER

Le noyau au repos

I. — Forme des noyaux.

Les renseignements bibliographiques dont on dispose sur ce sujet sont très peu variés. Selon les auteurs, le noyau serait la plupart du temps sphérique, parfois ellipsoïdal ou même fusiforme (chez *Laurencia obtusa* : M. Celan, 1941, Pl. I, fig. J ; dans les cellules axiales d'un certain nombre de Céramiacées : G. Feldmann, 1940, p. 35 et du *Bertholdia neapolitana* : J. Feldmann, 1954 b, fig. 12). N. Svedelius (1911) a observé chez *Delesseria sanguinea* des noyaux amiboïdes.

De ces éléments et surtout des observations accumulées au cours du présent travail, il semble qu'on puisse conclure ainsi, au moins provisoirement : *la forme du noyau au repos est essentiellement déterminée par les conditions de sa situation dans la cellule.*

C'est évident pour les noyaux déformés par pression et comprimés entre les parois de cellules trop étroites, comme on en rencontre par exemple dans les filaments axiaux de *Nemalion* (Pl. I, fig. 14) ainsi que dans les cellules terminales des jeunes pleuridies chez les *Antithamnion.*

Mais lorsque tel n'est pas le cas, et que le noyau dispose de la place nécessaire pour acquérir une forme plus régulière, il existe deux possibilités.

Lorsque le noyau est en position centrale, il est sphérique, ou à la rigueur légèrement ellipsoïdal. C'est bien ce qu'on rencontre dans la plupart des cellules uninucléées, tant que, justement, le noyau

peut demeurer central ; c'est en particulier le cas pour les noyaux des cellules corticales externes encore jeunes d'un grand nombre d'espèces massives des genres *Gelidium, Rhodymenia, Dilsea,* etc.

Toutefois, il existe des exceptions.

Ainsi, chez *Peyssonelia squamaria,* où toutes les cellules sont uninucléées, chaque noyau, bien que central, n'est pas sphérique mais nettement fusiforme et le plus souvent très allongé (Pl. IV, fig. 113 et 114) ; il est inclus dans un tractus cytoplasmique axial tendu d'un bout à l'autre de la cellule. C'est très vraisemblablement cette situation particulière qui est responsable de cette forme étirée, car ce noyau est sphérique et tout à fait de forme banale dans les cellules initiales (de cladomes ou de pleuridies) où il est maintenu en position centrale par toute une série de cordons cytoplasmiques rayonnants (fig. 110 à 112).

Chez *Gracilaria verrucosa,* d'autre part, les cellules initiales et leurs voisines immédiates renferment un noyau qui, sur préparations histologiques, montre des contours irréguliers et un aspect étoilé plus ou moins amiboïde (Pl. V, fig. 145). Celan (1941, p. 109) semble avoir rencontré des conditions identiques chez l'espèce voisine, *G. compressa,* lorsqu'elle écrit : « les noyaux somatiques sont plutôt d'une forme irrégulière, souvent anguleuse ».

Chez *Furcellaria fastigiata,* également, on peut rencontrer, dans les cellules corticales externes adultes, de tels noyaux à contour irrégulier. On ignore encore la signification de cette structure. On peut seulement affirmer qu'elle n'est pas due à la fixation, car régulièrement les noyaux des autres catégories cellulaires des mêmes préparations apparaissent normaux et bien fixés. Mais on ne peut en dire autant des aspects analogues observés par Svedelius chez *Delesseria* et que je n'ai pu retrouver ; il semble bien qu'on soit là au contraire en présence d'artefacts dus à l'action du liquide osmié de Lidforss, fixateur inadéquat pour l'étude du noyau.

Lorsque, inversement, le noyau est en position pariétale, il devient plus ou moins lenticulaire, en s'aplatissant le long de la paroi contre laquelle il est appuyé ; cet aplatissement peut dans certains cas aller jusqu'à l'acquisition d'une forme complètement foliacée. Vu en plan, un tel noyau est à contour circulaire ou plus souvent elliptique et, examiné de profil, il paraît nettement fusiforme.

Des exemples de ceci se rencontrent dans les cellules uninuclées de grande taille de nombreuses formes, chez *Lemanea, Asparagopsis, Bonnemaisonia, Aglaothamnion,* etc. C'est aussi la règle dans les cellules somatiques plurinucléées, où les noyaux sont toujours disposés dans une couche pariétale de cytoplasme, et qui se rencontrent chez de très nombreuses espèces de Floridées.

II. — Taille des noyaux.

Les Floridées sont connues pour la faible taille de leurs noyaux ; ceci a entravé les progrès de bien des recherches et nombre d'auteurs s'en sont plaint. Toutefois, cette taille nucléaire, loin d'être uniforme dans tout le groupe, varie d'une espèce à l'autre et dans chaque espèce varie souvent d'une catégorie cellulaire à la voisine ; cette

variation intratissulaire est d'ailleurs fréquemment en corrélation avec le nombre de noyaux dans les cellules, si bien que ces deux derniers points seront traités ensemble.

A. - VARIATIONS DE LA TAILLE NUCLÉAIRE SELON LES ESPÈCES.

Il est des Floridées chez lesquelles il semble peu probable qu'on puisse, par suite de la très faible taille du noyau, élucider la structure nucléaire ou suivre avec fruit les processus mitotiques ; ceci à l'aide du seul microcospe photonique. C'est le cas par exemple pour l'*Hildenbrandia prototypus*, dont aucun noyau somatique au repos ne dépasse le diamètre de 1 µ ; c'est aussi celui d'*Ahnfeltia plicata* selon G. Schotter (1960 b), et bien que L.K. Rosenvinge (1931) et B.D. Gregory (1930) aient prétendu y avoir dénombré les chromosomes. Dans des noyaux aussi petits, les détails de structure et les éléments chromosomiques demeurent bien au-dessous du pouvoir séparateur des meilleurs microscopes photoniques actuels.

D'autres espèces — et ce sont les plus nombreuses — ont un noyau dont la dimension moyenne est comprise entre 2 et 4 µ.

Enfin, dans certaines espèces particulièrement favorisées sous ce rapport (le *Rhodothamniella floridula* et d'assez nombreuses Céramiales) les noyaux végétatifs au repos peuvent dépasser 5 µ.

M. Celan (1941), à la suite de H. Kylin (1937), a remarqué que le noyau des Rhodophycées dites inférieures était de taille plus petite que celui des Céramiales et, supposant qu'une plus grande quantité de « subtance nucléaire » caractérise les groupes les plus élevés dans l'échelle systématique, elle semble penser que les données concernant les tailles nucléaires pourraient être utilisées à des fins phylogénétiques ; mais les renseignements complémentaires qu'elle apporte sur les groupes « intermédiaires » (Gigartinales et Rhodyméniales) ne lui permettent pas de conclure.

On peut d'ailleurs s'interroger sur la valeur d'une telle spéculation, tant les critiques auxquelles elle prête le flanc sont nombreuses. Il conviendrait tout d'abord de définir ce qu'il faut comprendre par « substance nucléaire » : la totalité de la masse du noyau, ou — ce qui aurait davantage de sens — une substance particulière chimiquement définie, l'acide désoxyribonucléique par exemple ? Il faudrait aussi pouvoir s'appuyer sur une systématique suffisamment solide ; Celan, suivant en cela les données de son temps, range *Asparagopsis* dans l'ordre des Némalionales, et est ainsi amenée à considérer ce genre comme « inférieur », alors que les plus récentes acquisitions de la science conduisent à le rapprocher au contraire des formes les plus évoluées ; et l'on est de moins en moins persuadé que la classification des Rhodophycées proposée par Schmitz, amendée par Kylin, et qu'à défaut d'autre on utilise actuellement, soit naturelle. Enfin, il serait nécessaire de préciser dans quel type cellulaire sont effectuées les mesures ; car, fait auquel Celan ne semble pas avoir prêté suffisamment attention, la taille des noyaux varie souvent à l'intérieur d'une même plante.

B. - VARIATIONS DE LA TAILLE NUCLÉAIRE DANS UNE MÊME PLANTE.

Chez de nombreuses espèces, la dimension des noyaux d'une même plante peut varier dans d'assez larges limites selon les cellules considérées. Mais, alors qu'il a paru suffisant ci-dessus, pour l'appréciation de la taille nucléaire à travers les espèces, d'indiquer seulement un *ordre de grandeur,* il est nécessaire maintenant de serrer le problème de plus près ; dans quelle mesure cela est-il possible ?

1. - Difficultés d'appréciation et de comparaison des tailles nucléaires.

Les difficultés techniques sont grandes. Déjà, il est bien connu que la fixation entraîne toujours plus ou moins une contraction du noyau, et c'est notamment le cas pour les fixations au liquide de Westbrook, fréquemment employé au cours de ce travail ; on pourrait songer, pour éliminer radicalement cette cause d'erreur, à pratiquer les mensurations sur matériel vivant, s'il n'était pas nécessaire de s'assurer à chaque fois qu'on a bien affaire à un noyau au repos, certitude qu'on ne peut avoir que sur préparations colorées.

Mais même cette cause d'erreurs serait-elle éliminée, qu'il n'en subsisterait pas moins de graves difficultés ; si, en effet, l'évaluation du diamètre conserve une signification dans l'appréciation de noyaux *sphériques,* il n'en est plus du tout de même dans le cas des *noyaux lenticulaires* pour lesquels une mesure de diamètre effectuée sur une vue en plan ne constituera toujours qu'une donnée très approximative, ces noyaux pouvant avoir une épaisseur variable.

Il est clair, ainsi, qu'une comparaison de noyaux sphériques sera toujours valable et bonne, tandis qu'une comparaison de noyaux lenticulaires n'aura qu'une valeur très incertaine, dont il faudra bien cependant se contenter le plus souvent, faute d'autre possibilité. Quant à la comparaison entre un noyau sphérique et un noyau lenticulaire, elle sera extrêmement délicate, sauf dans le cas extrême où le diamètre du premier sera dès l'abord supérieur à celui du second.

Ces remarques ont d'autant plus d'importance que très fréquemment coexistent dans la même plante des cellules uninucléées à noyaux sphériques et d'autres, plurinucléées, à noyaux lenticulaires. Toutes difficultés de mesures mises à part, on peut d'ailleurs se demander si une comparaison entre le noyau d'une cellule uninucléée et l'un des noyaux d'une cellule plurinucléée peut avoir un sens ; question à laquelle il est bien difficile de répondre quand on est limité, comme c'est le cas ici, à des données morphologiques.

Devant toutes ces incertitudes, il ne peut être question ici de dégager des lois, mais seulement de sérier les observations qui ont pu être faites au cours de ce travail et qui concernent, il faut le répéter, les cellules somatiques à l'exclusion des plus différenciées d'entre elles, telles que les cellules axiales et les cellules sécrétrices.

2. - La taille nucléaire dans les cellules initiales.

Dans les cellules initiales, on peut constater que la taille nucléaire est nettement plus forte que dans les cellules voisines. Cette règle très générale est valable aussi bien pour des cellules uninucléées que pour des coenocytes. En parcourant l'illustration jointe à ce mémoire, et en comparant à chaque fois noyau d'initiale et noyau de cellule banale, il sera facile d'en trouver de bons exemples, notamment chez les espèces suivantes : *Rhodothamniella floridula* (Pl. I, fig. 1 et 2), *Lemanea rigida* (Pl. II, fig. 37 et 38), *Gelidium latifolium* (Pl. III, fig. 72 et 74), *Peyssonelia squamaria* (Pl. IV, fig. 110 et 113), *Furcellaria fastigiata* (id., fig. 129 et 131), *Bonnemaisonia hamifera* (Pl. VI, fig. 190), *Polysiphonia brodiaei* (Pl. VIII, fig. 264 et 265).

3. - La taille nucléaire dans les autres catégories cellulaires.

Pour ce qui est des cellules autres que les initiales, on ne peut tirer de règles qu'après avoir distingué plusieurs cas, selon le nombre des noyaux qu'elles contiennent.

a) *Chez les espèces où toutes les cellules sont uninucléées,* il peut exister un parallélisme entre dimensions nucléaires et dimensions cellulaires.

Ceci est évident chez *Asparagopsis armata.* Dans cette espèce, les noyaux des parties jeunes, à l'exception de ceux des cellules initiales, ont tous un diamètre de l'ordre de 3 µ et ce sont là les noyaux les plus petits observés chez cette espèce, où je n'ai pu retrouver les noyaux minuscules (1 à 2 µ) dont parle Celan (1941, p. 37). Dans les parties adultes, la situation est autre ; une simple observation des cellules corticales, où les noyaux, lenticulaires, sont tous plaqués contre la face externe des cellules, montre clairement qu'aux cellules de faible taille (sensiblement 15 × 8 µ sur une vue en plan) correspond un noyau d'un diamètre de 4 µ (Pl. VI, fig. 200), tandis que celui-ci est de 6 µ (fig. 201) dans les cellules moyennes (25 × 40 µ) et de 8 µ (fig. 202) dans les plus grandes (40 × 60 µ).

Une situation comparable se retrouve chez *Furcellaria fastigiata* où, dans les cellules corticales externes (8 × 25 µ) le diamètre du noyau est de 2 à 3 µ (Pl. IV, fig. 131) alors qu'il atteint 5 µ (fig. 132) dans les plus grandes des cellules corticales internes (120 × 150 µ) ; chez *Dumontia incrassata,* la taille nucléaire passe de 2 µ dans les cellules les plus petites, à 3 ou 4 µ dans les grosses cellules internes.

Il n'en est toutefois pas toujours ainsi et chez certaines espèces on peut constater qu'au contraire la taille nucléaire reste à peu près constante quelle que soit la taille cellulaire ; tel est le cas chez *Peyssonelia squamaria,* ainsi que chez *Bonnemaisonia hamifera* où les noyaux des cellules corticales conservent toujours un diamètre de 4 à 5 µ (fig. 191), que les cellules (ici à peu près isodiamétriques) mesurent 12, 20 ou 30 µ.

Il existe même des cas où certaines cellules, bien que de taille

notablement plus forte que d'autres situées dans leur voisinage immédiat, possèdent un noyau nettement plus petit que celles-ci. Déjà, dans cet ordre d'idées, Celan (1941, p. 59) avait attiré l'attention sur le fait que, chez *Halopithys,* le noyau des cellules péricentrales est plus petit que celui de la cellule axiale juxtaposée, quoique la taille de celles-là en soit bien plus considérable. Chez *Scinaia,* de même, on relève une opposition frappante entre les énormes cellules vésiculaires de la couche corticale, dont le noyau atteint tout juste 1 μ (Pl. II, fig. 58), et les cellules normales d'alentour, dix fois moins volumineuses mais à noyau sensiblement plus gros (2 à 3 μ ; fig. 57).

b) *Chez les espèces où toutes les cellules sont plurinucléées,* l'appareil nucléaire croît avec la taille cellulaire et ceci se fait par une multiplication du nombre des noyaux.

C'est le cas des *Griffithsia.* Chez *G. globulifera,* Lewis (1909) a noté que les cellules apicales contiennent de 12 à 75 noyaux, les subapicales une centaine environ, tandis que les cellules basales, de très grande taille, en renferment de trois à quatre mille.

Chez *Spermothamnion repens,* selon Drew (1934), les cellules initiales ne renferment guère plus d'une dizaine de noyaux, alors que les grandes cellules adultes en contiennent jusqu'à trente.

Heterosiphonia plumosa présente le même phénomène et, dans les cellules des ultimes ramifications, dont le volume croît régulièrement de l'extrémité vers la base, on peut observer une augmentation progressive du nombre des noyaux : 3, 5, 5, 6, 8, 9, 11, 12, etc. En même temps, la taille croît progressivement de 3 μ dans les cellules apicales (Pl. VIII, fig. 239) à 6-7 μ dans les cellules de base (fig. 238) ; Lewis (*loc. cit.*) avait au contraire observé chez *Griffithsia* une diminution de la taille nucléaire, de l'apex vers la base de la plante.

c) *Chez les espèces où se rencontrent à la fois des cellules uninucléées et des cellules plurinucléées,* enfin, on observe, d'une part, que parmi les cellules uninucléées (dans la couche corticale externe de beaucoup d'espèces massives, par exemple), la taille des noyaux augmente en même temps que celle des cellules ; et d'autre part, que dans les cellules plurinucléées des parties internes, le nombre des noyaux varie approximativement en rapport direct avec la taille des cellules. Dans ces coenocytes, la taille nucléaire peut être soit à très peu près identique à celle des cellules corticales : *Lomentaria articulata, Kallymenia reniformis,* soit notablement plus forte (*Rhodymenia palmata,* fig. 160 et 157 ; *Dilsea carnosa, Gelidium latifolium*).

Il est, on le voit, bien difficile d'utiliser ces observations ; outre l'imprécision des mesures qui empêche souvent d'être très affirmatif, les faits observés sont parfois contradictoires et dans l'ensemble trop divers pour qu'on puisse en tirer des conclusions strictes.

Toutefois, et malgré encore des incertitudes, il semble s'en dégager ce fait que, lorsqu'il y a croissance cellulaire, elle est accompagnée d'une croissance de l'appareil nucléaire ou, pour employer une expression plus scientifique, *le rapport nucléo-plasmique tendrait à demeurer constant* dans une espèce donnée. Les cellules parviendraient à ce résultat soit par un accroissement de taille d'un noyau unique (*Asparagopsis*), soit par une multiplication du nombre des noyaux (*Griffithsia*), soit encore par ces deux procédés conjugués (*Heterosiphonia*).

Il ne faut cependant pas se dissimuler la fragilité d'un tel résultat, basé seulement sur des mensurations peu précises, lorsqu'on sait qu'un R.N.P. n'a de signification véritable que s'il repose sur des données biochimiques intéressant des substances biologiquement actives à la fois dans le cytoplasme et le noyau ; or on voit mal comment opérer des dosages de telles substances sur le matériel ici étudié.

III. — Structure du noyau au repos.

A. - CONNAISSANCES ANTÉRIEURES.

Les *données anciennes* sur ce point, rares et contradictoires, ne permettaient pas de se faire une idée claire de la question et, vers 1930, voici à peu près de quels éléments on disposait.

Plusieurs observations avaient fait état de la présence, dans le noyau au repos, d'un réticulum pourvu de chromocentres, les filaments et les granules ayant été le plus souvent bien discernés les uns des autres. Ainsi en serait-il chez *Polysiphonia flexicaulis* (Yamanouchi, 1907), chez *Delesseria* (Svedelius, 1911), chez *Rhodomela, Griffithsia corallinoides* et *Bonnemaisonia asparagoides* (Kylin, 1914, 1916 a et b), et aussi chez différents représentants des genres *Polysiphonia, Laurencia, Phycodrys, Apoglossum, Plocamium, Rhodophyllis, Cystoclonium* et *Polyides,* selon Kylin (1923).

Mais d'autres espèces semblaient pourvues de noyaux optiquement vides — à l'exception du nucléole. Ce serait le cas chez *Batrachospermum* et chez *Lemanea* (Kylin, 1917 et 1923), ainsi que chez *Dumontia* selon Dunn (1916) et Kylin (1923) ; Dunn pense qu'un tel aspect est dû à ce que toute la chromatine est contenue dans le nucléole, mais pour Kylin ce ne serait que la conséquence d'une très grande pauvreté du noyau en cette substance.

Sur le cas du *Nemalion multifidum,* l'espèce jusque-là le plus souvent étudiée, l'accord n'a pu se faire ; le noyau serait dénué de réseau, si on en croit Wolfe (1904) et Kylin (1916 c) — et bien que le premier de ces auteurs soit très ambigu en décrivant (*loc. cit.,* p. 610) un noyau sans réseau mais où la membrane nucléaire est reliée au nucléole par de délicates fibrilles —, tandis que Cleland (1919) a pu l'y observer et le figurer de façon caractéristique.

Enfin, Mathias (1928) a décrit, chez *Callithamnion brachiatum,* une structure nucléaire aberrante, où toute la chromatine serait disposée en un anneau ceinturant la cavité nucléaire.

Des *travaux plus récents,* exécutés surtout à l'aide de la méthode de Feulgen, ont abouti à des résultats plus généraux et plus précis.

C'est ainsi que M.A. Westbrook, au cours de quatre publications (1928, 1930 b, 1930 c, 1935) qui font date dans l'histoire de la caryologie des Rhodophycées, conclut à l'existence d'un réseau chromatique normal dans toutes les espèces étudiées par elle. Selon cet auteur, c'est en particulier le cas chez plusieurs *Callithamnion* et *Ceramium,*

ainsi que chez *Compsothamnion thuyoides*, de sorte que les observations de Mathias doivent être considérées comme erronées.

Peu d'années plus tard, Celan (1941), travaillant sur le même sujet, et n'ayant pas eu connaissance des travaux de Westbrook, conclut aussi dans le même sens et d'une façon plus générale ; pour elle, « l'existence (du réseau chromatique) peut être admise comme générale » (p. 138).

Un autre point qui semble acquis au cours des recherches antérieures est la notion d'une *variabilité de l'appareil chromatique d'une espèce à l'autre*, surtout développée par Celan (*loc. cit.*). A vrai dire, Neuenstein (1915) et Kylin (1923) avaient déjà fait remarquer que l'appareil chromatique peut présenter un plus ou moins grand développement selon les espèces. Celan, reprenant cette idée, a pensé pouvoir aller plus loin et établir une relation entre la position systématique des algues et la « densité en chromatine » de leurs noyaux ; mais là encore, comme dans la mesure des tailles nucléaires, la méthode d'appréciation quantitative de la chromatine est restée tellement superficielle et subjective qu'on ne peut prendre en considération les conclusions obtenues sans qu'une confirmation leur soit apportée.

B. - OBSERVATIONS ORIGINALES.

De toutes les observations qui ont été faites au cours de la préparation du présent travail, seules quelques-unes vont être exposées ici, choisies parmi les cas les plus typiques.

1. - *Rhodothamniella floridula* (Pl. I, fig. 1 à 6).

Dans cette espèce monosiphonée, les noyaux sont de taille relativement forte (4 à 5 µ), atteignant 7 à 8 µ dans les cellules initiales. La membrane nucléaire est nette après coloration à l'hématoxyline (fig. 1). L'enchylème, toujours Feulgen-négatif, renferme un réseau de chromatine porteur de nombreux chromocentres et localisé au voisinage de la membrane. Dans les noyaux de la base de la plante, cet appareil chromatinien est très dense et très vivement coloré par la réaction de Feulgen et, vu en coupe optique, paraît occuper une portion importante de l'enchylème, ne laissant autour du nucléole qu'un petit espace complètement dégarni (fig. 2). Dans le noyau des cellules initiales, au contraire, cet ensemble n'est plus que très faiblement chromatique et n'occupe plus que la partie tout à fait superficielle de l'enchylème ; les chromocentres sont alors disposés en une seule couche située immédiatement au-dessous de la membrane nucléaire (fig. 1) et, sur les préparations colorées au Feulgen, semblent même faire corps avec la membrane et parfois être en saillie vers le cytoplasme (fig. 4 et 6) ; il est vraisemblable que ce dernier aspect n'est qu'un artefact, sans doute dû à l'hydrolyse.

Outre cette occupation partielle de l'enchylème par l'appareil chromatinien, les noyaux de cette espèce présentent deux autres parti-

cularités remarquables. Tout d'abord, ils montrent une nette *polarisation* ; dans tous les cas d'orientation favorable, on peut en effet observer que, dans les cellules apicales, le réseau est beaucoup plus dense au pôle situé vers l'extrémité distale de la cellule (fig. 1). Ensuite, le *nucléole est connecté*, de façon très apparente, au réseau chromatique, par l'intermédiaire d'un trabécule très délicat formé de chromatique qui, au contact du nucléole, se termine par trois ou quatre granules — d'ailleurs souvent fusionnés en un barreau — appliqués à sa surface (fig. 5 et 6). Dans les noyaux adultes, cette chromatine juxta-nucléolaire est souvent représentée par un seul gros granule (fig. 2).

2. - *Nemalion helminthoides* (Pl. I, fig. 13 à 18).

L'application de la réaction de Feulgen à cette espèce révèle la présence de chromatine dans l'enchylème de tous les noyaux et le plus souvent sous la forme d'un réseau.

Dans les cellules jeunes, ce réseau est formé d'un ensemble de filaments assez distincts bien que très ténus et ne portant pas de chromocentres ; cette structure s'observe aussi bien dans le gamétophyte (fig. 13 et 14) que dans les cellules intercalaires des filaments issus de la germination des carpospores, où toutefois le réseau est plus abondant, plus condensé, et présente parfois quelques petits chromocentres (fig. 17).

Dans les cellules initiales du gamétophyte (fig. 15) ou des plantules issues des carpospores (fig. 18), l'enchylème ne contient plus de réseau, mais présente une teinte rose homogène après coloration au Feulgen.

Dans les cellules adultes, enfin, on rencontre un réseau à filaments bien distincts et portant des chromocentres de taille assez irrégulière, en nombre très nettement supérieur à celui des chromosomes (n = 8) (fig. 16).

3. - *Lemanea rigida* (Pl. II, fig. 37 à 39 et 41).

Le gros noyau de la cellule apicale du gamétophyte (fig. 37), ainsi que les noyaux de toutes les cellules de la courte partie monosiphonée qui lui fait suite, présentent un enchylème homogène à réaction Feulgen-positive. Au moment où, par des cloisons périclines, se fait le passage à la structure polysiphonée, apparaissent des noyaux à réseau caractérisé ; et il est remarquable de constater que, parmi plusieurs noyaux-frères situés dans le même étage cellulaire, c'est dans les plus petits qu'a lieu cette apparition (fig. 38).

Ce réseau est formé de trabécules filamenteux, sans chromocentres individualisés, et parcourant tout l'enchylème ; très rapprochés dans les noyaux de la partie polysiphonée encore jeune, ils s'espacent ensuite dans les noyaux un peu plus volumineux. Il ne semble pas que les noyaux des cellules âgées aient une structure différente, car celle-ci

se retrouve identique encore à plusieurs centimètres au-dessous de l'apex (fig. 39).

Dans tous ces noyaux existe un nucléole, toujours Feulgen-négatif.

4. - *Batrachospermum moniliforme.*

Bien que cette espèce présente un cycle mitotique normal, comme en font foi les figures de caryocinèse, caractéristiques quoique très petites, qu'on peut y rencontrer, les noyaux au repos des cellules des axes de cladomes ou des pleuridies ne montrent aucune trace de réseau chromatique ; ils ne sont repérables que par le nucléole qu'ils contiennent et l'espace limpide qu'ils représentent au sein du cytoplasme. Toutefois, il a été possible d'apercevoir des indices de réseau Feulgen-positif dans les cellules initiales des filaments corticants de l'axe, ainsi que dans les cellules du gonimoblaste. Dépourvu de chromocentres, ce réseau semble apparemment très comparable à celui de *Lemanea*.

5. - *Gelidium latifolium* var. *luxurians* (Pl. III, fig. 72 à 75).

Dans le noyau sphérique, d'un diamètre de 5 μ environ, de la cellule apicale, le suc nucléaire est Feulgen-positif et forme un fond rose sur lequel se détachent quelques rares chromocentres très petits (fig. 72). Cette structure est aussi celle des noyaux des cellules intercinétiques venant ensuite : enchylème à réactivité positive homogène, et petits chromocentres à contours peu nets, localisés cette fois principalement au pôle apical du noyau (fig. 73).

Dans les noyaux quiescents, l'enchylème est incolore et l'appareil chromatinien y revêt un aspect de réseau classique, avec filaments très fins et pas toujours bien visibles, mais aux chromocentres distincts, en partie rassemblés au pôle apical (cellules corticales externes, fig. 74), ou bien dispersés (cellules corticales internes, fig. 75) et on peut alors tenter de les dénombrer ; dans l'exemple cité ici, il en a été trouvé de 25 à 30, c'est-à-dire un nombre comparable à celui des chromosomes.

6. - *Dumontia incrassata* (Pl. III, fig. 88 et 89).

Je n'ai pu observer les noyaux des cellules apicales de cette espèce. Dans les autres cellules des sommets végétatifs, où il ne semble pas possible de trouver des différences structurales entre noyaux intercinétiques et noyaux quiescents, on constate, à l'aide de la réaction de Feulgen, qu'il existe dans le noyau outre un nucléole parfaitement Feulgen-négatif — et donc dépourvu de chromatine, contrairement à ce qu'avait pensé Dunn —, un réseau formé de filaments très fins et de très petits chromocentres, le tout étant très peu chromatique (fig. 88 et 89) ; en cet état, l'appareil chromatinien est extrê-

ment sensible à la régression au cours de la coloration à l'hématoxyline, et il est tout à fait normal que Kylin et Dunn n'aient pu en déceler l'existence à l'aide de cette technique.

7. - *Peyssonelia squamaria* (Pl. IV, fig. 110 à 114).

Dans les volumineuses cellules initiales marginales de la fronde, les noyaux (fig. 110 et 111), de grande taille (7-8 μ), présentent un gros nucléole souvent irrégulier et bourgeonnant (fig. 111), ou contenant des inclusions réfringentes (fig. 110) ; le suc nucléaire, qui montre parfois une réaction nucléale légèrement positive, est parcouru par un système de filaments extrêmement fins et peu chromatiques, qui supportent rarement quelques petits chromocentres pâles. Dans les cellules terminales des filaments du périthalle, le diamètre des noyaux est plus faible (5 μ) et on y rencontre quelques chromocentres en connection avec de rares filaments très ténus (fig. 112).

De ces noyaux intercinétiques sphériques des cellules initiales, on passe presque sans transition aux noyaux quiescents qui équipent les autres cellules de la fronde et dont le type est différent.

Comme il a été vu déjà, ces noyaux sont de forme naviculaire. Les filaments du réseau y sont presque toujours distincts. Les chromocentres, assez souvent alignés, sont, dans certains noyaux, en nombre sensiblement égal à celui des chromosomes, c'est-à-dire ici 46 (fig. 113). Dans d'autres cas, on en compte beaucoup moins mais on peut alors noter que les plus gros d'entre eux apparaissent manifestement constitués d'éléments juxtaposés, groupés en édifices d'importance variable, le plus souvent linéaires (fig. 114) ; on ne peut s'empêcher de penser que ces gros chromocentres composés sont issus de la réunion de plusieurs des chromocentres visibles dans l'exemple précédent.

8. - *Kallymenia reniformis* (Pl. IV, fig. 124).

Dans les parties jeunes de la plante, où je n'ai pu trouver de cellules initiales caractérisées, les noyaux des cellules uni- et plurinucléées ont constamment un diamètre d'environ 2 μ. Outre un nucléole de petite taille, ils présentent un réseau de filaments très fins et des chromocentres bien nets (fig. 124), au nombre de 10 à 15, c'est-à-dire en nombre bien inférieur à celui des chromosomes, si on en croit les images de fin de prophase dans les mêmes plantes (fig. 126).

9. - *Furcellaria fastigiata* (Pl. IV, fig. 129 à 133).

Les sommets végétatifs à structure multiaxiale de la fronde de *Furcellaria* comprennent un grand nombre de cellules initiales. Dans chacune de celles-ci, le noyau (5 μ), au gros nucléole, possède un réseau net quoique très faiblement chromatique et formé de filaments très ténus ou, par endroits, un peu plus épais et très finement moniliformes ; on peut aussi y observer quelquefois des chromocentres très

petits, difficiles à séparer nettement des granules qui constituent ces segments moniliformes, car leur taille est assez voisine de ces derniers et leur chromaticité à peine supérieure (fig. 129).

Dans les cellules corticales externes, un peu au-dessous de l'apex, les noyaux — intercinétiques le plus souvent — ont une structure beaucoup plus confuse ; de plus petite taille (3 µ environ) et de forme moins régulièrement arrondie, ils présentent, après coloration de Feulgen, un suc nucléaire franchement rose sur lequel des empâtements de chromatine à bords estompés se détachent assez mal en dépit de leur coloration intense (fig. 130) ; il y a là vraisemblablement l'équivalent de chromocentres, mais sans la netteté qui caractérise ceux-ci d'ordinaire.

Dans les tissus plus âgés, enfin, c'est-à-dire à partir d'un millimètre environ de l'apex, les noyaux appartiennent à deux types. Dans les cellules corticales externes, on retrouve des noyaux présentant les mêmes caractères que ceux décrits ci-dessus : taille réduite à 2 µ, forme irrégulière, et surtout enchylème à fond homogène rose intense, avec quelques amas confus de substance plus brillamment colorée, et au sein duquel un espace plus clair indique l'emplacement du nucléole (fig. 131). Dans les cellules corticales internes et médullaires, les noyaux sont beaucoup plus gros (de l'ordre de 5 µ) et surtout présentent un contenu très lisible, avec nucléole, réseau à filaments discrets et chromocentres très distincts, intensément colorés et en nombre à peu près égal à celui des chromosomes présents dans la cellule, c'est-à-dire de 34 dans le cas d'un gamétophyte (fig. 132) et de 68 dans celui d'un tétrasporophyte (fig. 133).

10. - *Rhodymenia palmata* (Pl. V, fig. 154 à 160).

Les noyaux de cette espèce sont toujours très riches en chromatine et, lorsqu'ils sont de petite taille, leur cavité en est encombrée.

Ceci est particulièrement frappant dans les cellules corticales, ainsi que dans les cellules initiales de la marge apicale, qui ne s'en distinguent pas à cet égard ; les noyaux y présentent un fond d'enchylème assez intensément Feulgen-positif dont il est difficile de séparer optiquement un peloton très enchevêtré de filaments très fins ; Westbrook (1930 a) y avait déjà observé une réactivité Feulgen-positive du suc nucléaire. Dans les cellules initiales, la confusion est presque totale (fig. 154) tandis que dans les cellules plus âgées, au contraire, les filaments deviennent d'autant plus visibles que les cellules sont d'âge plus avancé (fig. 155 et 156).

Ceci n'est toutefois valable que pour les parties les plus jeunes de la fronde, car ordinairement, dans les parties âgées (à plusieurs centimètres de l'apex), le contenu nucléaire redevient homogène et très fortement chromatique (fig. 157). Une telle structure peut s'expliquer grâce à certaines images où le noyau, exceptionnellement déformé et aminci par endroits, y montre un réseau à nombreux chromocentres, très comparable à celui des cellules internes dont il va être question dans quelques lignes ; ainsi, l'homogénéité du contenu nucléaire n'est qu'apparente et due à l'étroite juxtaposition de nombreux granules de chromatine.

Dans les noyaux des cellules corticales internes et médullaires, de taille plus importante, la confusion du réseau et du fond nucléaire ne se rencontre vraiment que dans des cellules encore très jeunes (à 50-60 μ du sommet ; fig. 158). Dans les cellules plus âgées, à environ 300 μ de l'apex par exemple, l'enchylème n'est plus que très faiblement positif, tandis qu'un réseau net est présent (fig. 159), avec des chromocentres qui, dans des noyaux plus âgés encore, vont augmenter en nombre et devenir prépondérants (fig. 160 : à 2 cm de l'apex).

11. - *Lomentaria articulata* (Pl. V, fig. 172 à 174).

Les noyaux des cellules initiales, ainsi que leurs voisines immédiates, contiennent un nucléole relativement volumineux, pourvu constamment d'une grosse inclusion réfringente ; l'enchylème est légèrement rosé et ne renferme que quelques rares granules de chromatine extrêmement pâles (fig. 172).

Dans les cellules corticales externes, aussi bien jeunes qu'adultes, du gamétophyte, l'enchylème est Feulgen-négatif et le réseau, quoique plus développé que dans les cellules initiales, reste malgré tout très peu chromatique, ainsi que les quelques rares et minuscules chromocentres qu'on peut y apercevoir (fig. 173).

Dans le tétrasporophyte, les noyaux de ces mêmes cellules corticales paraissent nettement plus chromatiques que dans le gamétophyte ; les chromocentres, devenus de ce fait parfaitement perceptibles (fig. 174), s'y montrent en nombre indiscutablement plus réduit que celui des chromosomes (ici, 2 n = 20).

Des conditions tout à fait comparables existent chez *L. clavellosa* (fig. 179 et 180) et chez *L. orcadensis* (fig. 181).

12. - *Bonnemaisonia hamifera* (Pl. VI, fig. 190 et 191).

Le noyau des cellules initiales des cladomes, à gros nucléole et suc nucléaire nettement Feulgen-positif, ne montre pas de réseau nettement individualisé mais seulement quelques très rares filaments de chromatine, fins et pâles, présents surtout au contact du nucléole dont ils soulignent le contour (fig. 190).

Dans les cellules suivantes, le réseau est au contraire bien visible ; formé uniquement de filaments fins enchevêtrés en peloton dense, il occupe tout l'enchylème (fig. 190) ; ce n'est guère que lorsque le cladome, à quelques cellules de l'apex, devient polysiphoné, qu'apparaissent des chromocentres, comme des épaississements, le plus souvent à peine perceptibles, des filaments du réseau ; il est à ce moment impossible de les dénombrer avec exactitude tant ils sont nombreux, petits, jointifs et souvent confondus plus ou moins avec leurs voisins.

Dans les cellules corticales âgées parvenues à l'état quiescent, la taille nucléaire reste invariable quelle que soit la taille de la cellule, comme cela a déjà été souligné (p. 485). Cette constance se retrouve aussi dans la structure de l'appareil chromatinien, ramené à

un ensemble de chromocentres distincts apparemment non reliés par des filaments de chromatine et dont le nombre est toujours à peu près le même quelle que soit la taille cellulaire, restant nettement supérieur à celui des chromosomes qui est, ici, d'environ 20 à 25 (fig. 191).

13. - *Asparagopsis armata* (Pl. VI, fig. 198 à 202).

Egalement chez cette espèce, la partie apicale des cladomes est monosiphonée et la cellule initiale renferme un gros noyau (5-6 μ) à suc nucléaire homogène et Feulgen-positif (fig. 198), tandis que dans les cellules sous-jacentes les noyaux, plus petits (3 μ) ne montrent qu'un réseau très pauvre et très faiblement chromatique (fig. 199).

Dans la partie polysiphonée, plus âgée, les noyaux présentent des chromocentres qui ne deviennent toutefois particulièrement individualisés et distincts que dans les cellules corticales âgées, où ils sont d'ailleurs presque seuls à représenter l'appareil chromatinien, la partie filamenteuse du réseau étant réduite à quelques lambeaux appendus à certains d'entre eux. J. et G. Feldmann (1946, p. 194) évaluent à une dizaine le nombre de ces chromocentres, mais c'est à un nombre bien plus élevé que je suis parvenu, de l'ordre de 30 au moins dans les plus petites de ces cellules — et ce nombre est sensiblement celui des chromosomes de l'espèce, semble-t-il — nombre qui augmente fortement avec la taille cellulaire et nucléaire, comme on pourra en juger par les figures 200, 201 et 202 représentant trois de ces noyaux appartenant à des cellules de taille de plus en plus élevée.

14. - *Heterosiphonia plumosa* (Pl. VII, fig. 235 à 239).

Ainsi qu'on l'a vu p. 486, toutes les cellules végétatives de cette espèce sont plurinucléées. Les noyaux intercinétiques contiennent un nucléole, souvent excentrique et accolé à la membrane nucléaire, et un réseau très fourni, occupant parfois seulement un pôle du noyau et porteur de nombreux chromocentres ; ceux-ci sont seuls colorés par la technique au carmin-fer (fig. 235) tandis que l'hématoxyline, aussi bien que la réaction de Feulgen, mettent distinctement en évidence les parties filamenteuses (fig. 236).

Dans les cellules initiales, la chromaticité est bien moindre et, lorsqu'elle est à son minimum, moment qu'on peut considérer comme celui du repos chromatique, le réseau n'est plus représenté que par des ensembles filamenteux souvent ramifiés, toujours extrêmement fins et peu colorables, ne portant pas de chromocentres bien individualisés et surtout le plus souvent distincts l'un de l'autre, tant au voisinage de la surface du noyau (fig. 237) qu'au sein de l'enchylème.

Dans les ultimes ramifications, où les cellules sont pratiquement à l'état quiescent, les noyaux ont un aspect différent selon qu'ils se trouvent dans les cellules du sommet ou de la base du rameau. Ceux de la base se rapprochent beaucoup des noyaux de type intercinétique ; toutefois, les chromocentres y sont beaucoup plus nombreux et ceux qui sont disposés sur un même filament en viennent très fréquemment

à se toucher, si bien qu'en nombre de ses parties l'appareil chromatinien est formé de cordons moniliformes (fig. 238). A l'apex des pleuridies, le réseau nucléaire ne présente plus qu'une chromaticité très faible et, dépourvu de chromocentres, se montre seulement formé d'un système dense et embrouillé de filaments très fins (fig. 239).

15. - *Polysiphonia brodiaei* (Pl. VIII, fig. 264 à 266).

Chez cette espèce, il semble qu'il soit toujours possible de repérer des chromocentres dans n'importe quel noyau somatique au repos.

Dans les cellules apicales des cladomes et des jeunes trichoblastes, ces chromocentres sont portés par un réseau de filaments ténus et très faiblement Feulgen-positifs qui paraissent anastomosés (fig. 264) ; ils sont alors très petits et beaucoup plus nombreux que les chromosomes du stock correspondant (2 n : ca 60). Dans les cellules, intercinétiques elles aussi, qui sont situées immédiatement au-dessous et où les noyaux sont nettement plus petits (4 μ au lieu de 7-8 μ), à enchylème Feulgen-positif et parcouru par un système de très fins filaments, ces chromocentres sont un peu plus gros et plus chromatiques, sans cependant être dénombrables avec exactitude (fig. 265).

Enfin, dans les cellules péricentrales adultes et quiescentes, ces chromocentres sont seuls à représenter l'appareil chromatinien, toute trace de parties filamenteuses ayant disparu ; les noyaux, foliacés et logés dans la couche de cytoplasme pariétal, sont favorables au dénombrement chromocentrique lorsqu'ils sont étalés dans le plan de mise au point du microscope ; on peut alors constater qu'à peu de chose près les chromocentres sont en nombre égal à celui des chromosomes (fig. 266).

Des faits comparables se rencontrent chez *Ceramium rubrum*.

En parcourant les exemples ci-dessus décrits, le lecteur aura pu constater qu'il n'en est pas deux dans lesquels le noyau se comporte de façon rigoureusement identique ; et il pourrait souhaiter qu'on en multipliât le nombre.

Ceci n'a pas paru nécessaire. Non pas que la présente contribution prétende être exhaustive ; il est au contraire très souhaitable que l'étude du noyau au repos des Rhodophycées soit poursuivie. Mais, parmi les cas examinés au cours de ce travail et non exposés ici, il n'en est pas dont l'apport serait suffisant pour modifier les remarques importantes qu'on peut formuler à leur sujet, et qui seront exposées dans le Chapitre IV de ce travail, relatif aux considérations générales.

CHAPITRE II

La division nucléaire somatique

Au cours de ces recherches, la division nucléaire dans les cellules végétatives a été étudiée chez un grand nombre d'exemples dont certains seulement seront décrits ici.

Dans la plupart des cas, la caryocinèse des Floridées se déroule d'une façon étroitement comparable à celle des plantes supérieures. Mais, dans les autres, il n'en est pas de même et, dans une note récente (Magne, 1964), j'ai attiré l'attention sur un trait particulier de la mitose chez certaines espèces. Chez celles-ci, la cavité nucléaire s'étire pendant la prophase et prend la forme d'un fuseau ; la zone médiane de cette figure devient, en métaphase, l'emplacement de la plaque équatoriale. La suite du déroulement caryocinétique, ainsi d'ailleurs que les phénomènes anachromatiques pendant la prophase, demeurent semblables à ce qu'ils sont dans les autres mitoses.

Calliblepharis lanceolata étant l'espèce où l'étude de ce phénomène s'est révélée le plus facile, j'ai proposé pour cette prophase particulière le nom de *prophase calliblépharidienne* et celui de *mitose calliblépharidienne* pour la division nucléaire qui la renferme.

On peut donc distinguer chez les Floridées des *mitoses de type normal* et des *mitoses de type calliblépharidien.*

La mitose a été principalement étudiée dans les cellules initiales ou les cellules corticales externes des régions subapicales, où les divisions sont les plus fréquentes, et aussi dans les cellules corticales internes ou médullaires des parties jeunes, où les noyaux sont souvent de plus grande taille. Il a en outre été fait grand usage des coenocytes — soit les cellules internes citées plus haut, soit les cellules jeunes des espèces entièrement coenocytiques — dont les grands avantages ont été mis à profit. Chez ces derniers, en effet, tous les noyaux entrent en mitose au même moment, si bien qu'on peut souvent disposer, dans une même cellule, de plusieurs figures de même âge mais d'orientations variées. Lorsque les coenocytes sont très allongés, c'est au contraire avec un léger asynchronisme que se déroulent les divisions, celles d'une extrémité étant un peu en avance sur les autres ; ceci permet d'obtenir de précieuses séries d'images du phénomène à des états d'évolution successifs et rapprochés.

I. — La mitose de type normal.

Acrochaetiales

La bibliographie est muette au sujet du noyau cellulaire des représentants de ce groupe.

J'ai examiné le *Rhodothamniella floridula* (Pl. I, fig. 7 à 12). Chez cette espèce monosiphonée, l'accroissement en longueur semble uniquement dû à l'activité de la cellule initiale ; les cellules sous-jacentes n'entrent en division que lors de la formation d'une cellule latérale destinée à devenir un rameau secondaire ou un sporocyste. Vers la base de la plante, il n'y a pratiquement plus de mitoses et les noyaux sont à l'état quiescent.

La division nucléaire a été suivie principalement dans les cellules initiales contenant, on l'a vu (cf. p. 488) un noyau de grande taille à réseau chromatique superficiel auquel le nucléole est relié par un fin tractus chromatique (fig. 1 à 6).

La *prophase* (fig. 7 et 8) débute par un gonflement du noyau qui, dans les cellules initiales, atteint alors — et même souvent dépasse — 10 µ. Les chromocentres deviennent plus gros, plus colorables et aussi, semble-t-il, plus nombreux ; bientôt l'espace qui les sépare sur un même filament diminue et peu à peu se constituent des *chaînettes de granules* ; ces derniers ne tardent pas à se souder les uns aux autres et les chaînettes se transforment alors en cordons toruleux qui tendent à se raccourcir de plus en plus. L'aspect moniliforme ou toruleux de ces cordons est d'autant plus apparent que le noyau est plus gros, c'est-à-dire qu'il y a plus de place disponible. Pendant tout ce processus de condensation de l'appareil chromatique, celui-ci ne quitte pas la périphérie du noyau ; mais le nucléole, toujours appendu à sa desmose qui est devenue de plus en plus visible, finit par perdre sa colorabilité et par disparaître, semble-t-il, bien avant la *prométaphase.*

Cette dernière montre les particularités suivantes (fig. 9) :

Les cordons chromatiques — qu'il faut bien maintenant appeler chromosomes — ont quitté leur position périphérique et ont émigré au centre de la cavité nucléaire où ils forment un peloton enchevêtré difficilement déchiffrable ; ils n'ont pas, dans la plupart des cas, achevé leur évolution ; ils sont encore très allongés et toruleux et n'atteindront leur totale condensation qu'en métaphase ; je n'ai pu y déceler de signes de fissuration.

La membrane nucléaire a complètement disparu, et cette disparition s'est très certainement accompagnée d'une dispersion de suc nucléaire ; le volume nucléaire est, en effet, réduit par rapport à celui des noyaux correspondants en prophase ; les chromosomes baignent dans une substance plus homogène et plus réfringente que le reste du protoplasme, dont elle se distingue facilement.

La *métaphase* fournit des images très belles, surtout après colo-

ration à l'hématoxyline (fig. 10). Le fuseau est à fibres nettes (elles sont même souvent visibles au Feulgen) ; il n'est pas directement en contact avec le cytoplasme mais séparé de celui-ci par une épaisseur uniforme de substance claire et homogène dérivant sans doute du suc nucléaire ; enfin, il est totalement dépourvu de formations polaires.

En *anaphase* (fig. 11 et 12), la réfringence des fibres du fuseau est renforcée, à la fois dans ses extrémités et dans la pièce intermédiaire. Les chromosomes-fils se séparent et se rendent vers les pôles en ordre assez dispersé.

Les *chromosomes* de cette espèce sont de type long, chose rare chez les Rhodophycées, et assez gros pour espérer qu'une étude de détail de leur morphologie puisse fournir de bons résultats. Deux d'entre eux sont nettement plus longs que les autres et il semble, d'après les figures d'anaphase (fig. 12 par exemple), que leur insertion sur le fuseau soit télomitique. Ils n'atteignent leur forme parfaite qu'en métaphase et, par suite de leur tassement sur la plaque équatoriale, on ne peut en opérer le dénombrement à ce stade ; c'est un peu moins difficile en prométaphase, mais le grand allongement et l'intrication des éléments rend malgré tout le résultat peu sûr. D'après la figure 9, on aurait 2 n (?) = ca 20.

Némalionales

De l'ordre des Némalionales tel qu'il est actuellement compris, seuls les genres *Nemalion, Batrachospermum* et *Lemanea* nous sont connus jusqu'à ce jour au point de vue caryologique, à la suite des travaux de J.J. Wolfe (1904), H. Kylin (1916 c, 1917, 1923), Cleland (1919) et Mullahy (1952). J'ai repris moi-même l'étude de représentants de ces trois genres et les résultats originaux de cette étude vont être exposés concurremment avec ceux obtenus par les auteurs ci-dessus.

I. - *Nemalion* (Pl. I, fig. 19 à 36).

A l'aide de techniques à l'hématoxyline, Wolfe, puis Kylin (1916) et Cleland ont suivi la mitose dans le gamétophyte et le carposporophyte de *Nemalion multifidum*. J'ai examiné moi-même le *Nemalion helminthoides* de la région de Roscoff (cellules du gamétophyte et plantules issues des carpospores), après fixation au Flemming faible et au Westbrook et coloration à l'hématoxyline et au Feulgen.

La *prophase* s'annonce par un accroissement de taille du noyau. Lorsqu'elle débute, l'appareil chromatinien présente des signes nets de condensation et rapidement, à la place de l'enchylème homogène des cellules initiales (fig. 15 et 18), ou du réseau extrêmement ténu et dense des noyaux intercinétiques (fig. 17), apparaît un réseau à chromocentres affirmés et filaments distincts, se détachant parfaitement sur un fond d'enchylème incolore (fig. 19). Les chromocentres, nombreux, tendent à grossir tandis que leur nombre diminue. Le plus

souvent, les images correspondant à ce stade (fig. 20 et 21) sont confuses et il serait très difficile de se faire une idée exacte du mécanisme de cette évolution sans le secours de quelques rares mais très bonnes images, telles que celle représentée par la figure 22, où on voit distinctement huit groupes de chromocentres en train de constituer les huit éléments du stock chromosomique. C'est donc par suite de la soudure de plusieurs chromocentres les uns aux autres que le nombre de ceux-ci diminue et que s'individualise chaque chromosome. Les colorations à l'hématoxyline (fig. 23 à 25) donnent des résultats sensiblement équivalents à ceux de la méthode de Feulgen.

En *prométaphase*, le nucléole disparaît (il persisterait jusqu'en métaphase dans les mitoses du gonimoblaste, selon Cleland : *loc. cit.*), ainsi que la membrane nucléaire (fig. 26). Les chromosomes sont alors parfaitement individualisés ; j'en ai compté 8 dans les cellules végétatives du gamétophyte (fig. A, p. 630) et dans les spermaties (fig. B, p. 630), et environ 16 dans les filaments du gonimoblaste (fig. C, p. 630) et dans les plantules issues des carpospores (fig. 26, Pl. I ; fig. D, p. 630).

Cette évolution de l'appareil chromatique au cours de la prophase a été bien vue et décrite avec soin par Cleland et aussi — quoique beaucoup plus brièvement — par Kylin, mais il n'en est pas de même pour Wolfe qui a décrit un processus compliqué. Pour cet auteur, la chromatine du noyau au repos serait toute contenue dans le nucléole et serait remaniée au moment de l'entrée en prophase, se disposant en masses juxtaposées dans la périphérie du nucléole ; il se pourrait même que ces masses soient en nombre double de celui des chromosomes et constituent des unités à partir desquelles ces derniers seraient élaborés. Après ce remaniement — et selon Wolfe toujours — cette chromatine s'écoulerait du nucléole vers la périphérie du noyau en suivant les fibres radiaires qui traversent l'enchylème ; aux points de rencontre de celles-ci avec la membrane nucléaire, la matière en déplacement s'accumulerait, formant des amas destinés à devenir bientôt des chromosomes.

Lors de la *métaphase*, un *fuseau* s'individualise en même temps que les chromosomes se disposent en plaque équatoriale. Tous les détails de ce stade n'ont pas été vus de la même façon par les différents auteurs ; c'est ainsi que pour Wolfe et Cleland, le fuseau serait intranucléaire alors que, selon Kylin, il serait libre dans le cytoplasme. En revanche, tous s'accordent sur le fait que ce fuseau est à contours bien marqués, aux extrémités aiguës sauf dans les mitoses du gonimoblaste où elles sont plus obtuses et parfois comme tronquées, et sur la présence constante (sauf dans les divisions préparatoires aux spermaties : Wolfe), à ses extrémités, de formations polaires. Ces *centrosomes* — ou supposés tels — sont décrits par Wolfe comme des corps très colorables, de taille relativement grande et toujours entourés par une zone hyaline délicatement soulignée, mais non fibreuse ; Kylin et Cleland, plus sobres, insistent pourtant sur la présence constante et la forte colorabilité de ces structures polaires.

J'ai repris l'étude de la métaphase dans les plantules, en partie à l'aide de la technique Flemming faible-hématoxyline déjà employée par mes prédécesseurs. Les images les plus instructives qui ont été obtenues par coloration à l'hématoxyline montrent nettement :

a) que la membrane nucléaire, présente et bien colorable pendant

la prophase (fig. 23 à 25), n'existe plus autour du fuseau métaphasique (fig. 27 à 33) et qu'ainsi, comme l'a affirmé Kylin, la mitose ne peut être qualifiée d'intranucléaire ;

b) que les corps polaires, lorsqu'ils existent, ne sont pas des grains prolongeant les extrémités du fuseau et enrobés dans une gangue hyaline (Wolfe), mais bien plutôt des empâtements d'une substance inconnue entre les fibres fusoriales au voisinage immédiat des points de convergence de celles-ci (fig. 31 à 34). Il devient difficile, dans ces conditions, de leur donner le nom de centrosomes. On peut remarquer, en outre, que souvent ces empâtements n'ont pas, aux deux extrémités d'un même fuseau, la même densité (fig. 32 et 34) et que même dans certains cas une des extrémités peut en être dépourvue ! (fig. 33).

En *anaphase,* les chromosomes-fils montent simultanément aux pôles (fig. 34 et 35) où ils restent un moment agglomérés en une masse compacte. Un peu plus tard, ce glomérule — qui est Feulgen-positif — devient le centre d'une petite zone formée de substance hyaline et réfringente d'origine inconnue (fig. 36) qui s'entourera ultérieurement d'une membrane. C'est là le début de la *télophase* et ce stade, qui semble se prolonger, a induit en erreur Wolfe et Cleland ; ces deux auteurs ont vu dans le centre de chromatine dense de chaque noyau-fils un nucléole qui se chargerait de toute la chromatine et qui ensuite la restituerait, soit au réseau nucléaire lors de la suite de la télophase, si on en croit Cleland, soit directement aux chromosomes lors de leur édification à la prophase suivante, si on suit Wolfe. En réalité, comme le montrent les télophases colorées au Feulgen, le nuclole véritable n'est reformé qu'après la décontraction du glomérule de chromatine issu de la coalescence des chromosomes-fils.

2. - *Lemanea* (Pl. II, fig. 40 à 56).

H. Kylin (1923) n'a donné aucun détail sur la mitose chez *Lemanea fluviatilis,* mais *Lemanea australis* a fait l'objet d'une étude poussée de la part de J.H. Mullahy (1952), qui a examiné la mitose dans le gonimoblaste de cette espèce, utilisant l'hématoxyline et accessoirement la réaction de Feulgen.

Mullahy est parvenu à plusieurs conclusions d'importance. Selon l'une d'elles, qui rejoint celle déjà exprimée jadis par Wolfe à propos de *Nemalion* (voir ci-dessus) et par Lewis (1909) à propos de *Griffithsia* (voir p. 473), la chromatine contenue dans le noyau au repos serait tout entière localisée dans le nucléole.

Laissons de côté les arguments histochimiques avancés par l'auteur et qui seront commentés plus tard, pour n'examiner maintenant que la reconstitution des phénomènes morphologiques de l'anachromase à laquelle il est parvenu. En étudiant les illustrations proposées (1952, fig. 39 à 43), on constate que la prophase doit sensiblement s'effectuer d'une façon assez classique, c'est-à-dire par un renforcement du réseau qui devient plus colorable, certains éléments grossissant pour finalement former les chromosomes. Mais l'interprétation donnée par Mullahy est différente et, si l'on en croit son

texte, la prophase ne serait autre qu'un écoulement de chromatine du nucléole vers la cavité nucléaire où elle formerait les chromosomes.

D'autres conclusions concernent l'appareil achromatique. Ainsi, en métaphase, le fuseau serait libre dans le cytoplasme, la membrane nucléaire disparaissant en prométaphase. En outre, Mullahy a observé aux pôles de ce fuseau des centrosomes très distincts ; apparaissant dès la prophase sous forme de petits grains sidérophiles plaqués sur la membrane nucléaire à l'emplacement des futurs pôles, ces organites persistent jusqu'en télophase.

J'ai personnellement repris l'examen caryologique d'un *Lemanea*, le *L. rigida*, à l'aide des colorations à l'hématoxyline et au Feulgen, et en portant surtout intérêt à la division *dans les filaments du gonimoblaste*, tissu spécialisé dont j'ai, chez les autres espèces, négligé systématiquement l'étude (cf. p. 467) ; ici, il était nécessaire d'agir ainsi pour pouvoir établir une comparaison valable avec les résultats de Mullahy, obtenus précisément à partir de ce même tissu. Les cellules gonimoblastiques de cette espèce sont d'ailleurs peu différentes, au point de vue nucléaire, des cellules végétatives et la mitose s'y déroule de façon identique.

J'ai abouti, sur plusieurs points, à des conclusions opposées à celles de Mullahy.

Tout d'abord, jamais un nucléole ne s'est révélé Feulgen-positif, en tout ou en partie ; ce qui, dans l'état actuel de nos connaissances, élimine radicalement la possibilité de la présence de chromatine à l'intérieur de cet organite.

Ensuite, je n'ai pu trouver aucun indice d'une participation directe du nucléole à l'édification des chromosomes ; les préparations au Feulgen, précieuses encore une fois à cet égard, montrent sans ambiguïté que c'est d'une lente et progressive transformation de l'appareil chromatinien, et de lui seul, que sont originaires les chromosomes. On pourra suivre cette évolution sur les figures 41 à 44.

Enfin, sur préparations à l'hématoxyline, et si on peut, en effet, facilement constater l'absence de membrane nucléaire dès la prométaphase et corrélativement la liberté du fuseau métaphasique dans le cytoplasme (fig. 48 à 51), en revanche il semble très difficile de retrouver, aussi bien en métaphase (fig. 49 à 51) qu'en prophase (fig. 45 à 47), les centrosomes signalés par Mullahy et dont je n'ai pu découvrir aucun exemple.

Au point de vue du nombre chromosomique, j'ai trouvé, chez *L. rigida*, n = ca 17 dans les cellules végétatives du gamétophyte (fig. 40, Pl. II ; fig. E, p. 630) et dans les cellules-mères de spermatocystes (fig. F, p. 630), et 2 n = ca 34 dans les cellules du carposporophyte (fig. 47, Pl. II ; fig. G, p. 630).

3. - *Batrachospermum*.

H. Kylin (1917) a examiné *B. moniliforme* sans donner aucun détail sur le déroulement de la mitose.

Reprenant l'étude de cette même espèce, je n'ai pu parvenir à

des résultats positifs, par suite de l'extrême petitesse des noyaux. Toutefois, aucune des images observées n'est en contradiction avec un déroulement normal du phénomène.

Chaetangiales

J'adopterai ici cet ordre, proposé par M. Chadefaud (1960) pour les Floridées dépourvues de cellules auxiliaires comme les Némalionales et sans cellules nourricières mais à gonimoblastes entourés de cystocarpes. K.C. Fan (1961) place ces Algues parmi les Bonnemaisoniales tandis que pour J. Feldmann (1959) les *Scinaia* seraient à rapprocher des Cryptonémiales.

Quatre genres : *Scinaia, Pseudogloiophloea, Chaetangium* et *Galaxaura* ont fait l'objet de recherches en partie d'ordre caryologique. Mais, comme cela est souvent le cas dans ce domaine, l'unique préoccupation des auteurs a été de rechercher le lieu de la méiose sans s'attarder à l'étude de la division somatique.

Ainsi, aucun renseignement n'existe sur le noyau au repos et la mitose de *Chaetangium saccatum* dans la publication de M.T. Martin (1939), ni de *Pseudogloiophloea capensis* dans celle de N. Svedelius (1956). Les deux gros mémoires de Svedelius sur *Scinaia* (1915) et sur *Galaxaura* (1942), bien que remarquables à d'autres égards, sont eux aussi extrêmement décevants au point de vue caryologique. Les quelques maigres renseignements qui pourraient en être tirés sont, faute d'un commentaire dans le texte, à déduire des figures ; cela n'est pas aisé, surtout lorsque la technique est mal précisée, comme c'est le cas du mémoire de 1942 (l'auteur y cite le fixateur (sic) de Feulgen, et pourtant les colorations semblent bien avoir été faites à l'hématoxyline). Beaucoup de figures, intitulées prophases par l'auteur et sur lesquelles il effectue les dénombrements chromosomiques, ne sont en réalité que des débuts de prophases, sinon des noyaux quiescents ; la méthode de comptage des chromosomes de Svedelius fera d'ailleurs l'objet, ultérieurement, d'une discussion particulière.

J'ai étudié le noyau somatique et sa division chez *Scinaia furcellata* (Pl. II, fig. 59 à 66), dans les sommets végétatifs et plus spécialement dans les cellules initiales des filaments axiaux et leurs cellules-filles immédiates, où les cinèses sont relativement nombreuses ; les noyaux y sont soit en mitose, soit en intercinèse.

La *prophase* (fig. 59 à 63) peut être suivie indifféremment avec l'hématoxyline ou le Feulgen. Sans changer de forme, le noyau grossit un peu ; sa chromatine devient plus colorable, les chromocentres plus visibles et aussi, semble-t-il, plus nombreux, peut-être parce que certains, trop pâles, passaient auparavant inaperçus. Le plus souvent, on compte alors une vingtaine de chromocentres (fig. 59 et 60). Ensuite, leur nombre décroît progressivement. Au début, ils sont réunis par des trabécules Feulgen-positifs ; puis ces connections se réduisent à des appendices filamenteux, de plus en plus courts, aux extrémités des grains de chromatine (fig. 61), et finalement disparaissent. Le

nucléole persiste très longtemps. Il disparaît en fin de prophase, assez brusquement semble-t-il : encore très visible sur des prophases âgées, on n'en trouve plus trace en métaphase. Je n'ai pu voir de prométaphase ; les stades prophasiques les plus avancés montraient les chromosomes sous forme de granules massifs, sans extrémités filamenteuses et au nombre de 7 à 9 environ (fig. 63, pl. III ; fig. H, p. 630). Dans les plantules issues de la germination des carpospores (fig. I, p. 630), on peut en dénombrer de 15 à 17, ainsi que je l'ai montré déjà (Magne, 1961 b) ; il semble qu'on puisse admettre les chiffres $n = 8$ et $2n = 16$.

La *métaphase* semble s'installer rapidement. Je n'y ai retrouvé aucune trace du nucléole, ni de la membrane nucléaire ; le volume de la figure achromatique est très réduit en comparaison de celui du noyau prophasique correspondant, ce qui conduit à admettre que, lors de la disparition de la membrane, une fraction très importante du suc nucléaire a été dispersée dans le cytoplasme où il n'en reste aucune trace perceptible. Le fuseau, libre dans le cytoplasme (fig. 64), ne m'a montré ni stries visibles, ni centrosomes ; ses pôles ne sont pas pointus, contrairement à ce que Svedelius avait observé lors de la division du noyau zygotique dans le gonimoblaste ; ils sont au contraire arrondis, sans trace de formations polaires.

A l'*anaphase*, les chromosomes-fils se séparent en deux masses compactes parfaitement symétriques (fig. 65) et la montée aux pôles doit être très rapide, si on en juge par la rareté des figures correspondant à ce stade.

Je n'ai pu observer de figures instructives de la télophase. Les deux noyaux-fils sont déjà bien reconstitués lorsque se forme la cloison qui doit séparer les deux cellules-filles (fig. 66).

Gélidiales

Ce groupe ne comprend que des algues difficiles à traiter histologiquement, aussi n'a-t-il pour ainsi dire pas suscité d'études caryologiques, sauf assez récemment celle de P.S. Dixon (1954).

J'ai étudié *Pterocladia capillacea* et *Gelidium latifolium*.

1. - *Pterocladia capillacea* (Pl. II, fig. 67 à 71).

La mitose chez cette espèce peut être suivie sans trop de difficultés dans les cellules palissadiques de l'écorce externe, à peu de distance de l'apex ; les noyaux au repos y sont pourvus d'un réseau ténu, à mailles relativement lâches, et supportant de nombreux chromocentres petits mais distincts (fig. 67).

La prophase se manifeste par une augmentation de chromaticité du réseau et des chromocentres ; certains de ceux-ci grossissent, tandis que les autres s'estompent, ainsi d'ailleurs que les filaments du réseau ; mais l'accroissement continu de taille des éléments destinés

à devenir chromosomes ne va pas de pair avec une régularisation de leurs contours ni de leur chromaticité ; au contraire, ils restent très longtemps à bords denticulés et hétérogènes au point que, malgré un nombre considérable de figures de mitoses rencontrées, je n'ai pu observer une fin de prophase typique avec chromosomes à bords entiers et qu'il aurait été possible de dénombrer. Tout semble se passer comme si les chromosomes n'atteignaient leur condensation ultime qu'au moment où ils se disposent en plaque équatoriale.

Les *métaphases* (fig. 69 et 70) montrent un petit fuseau légèrement tronqué à ses extrémités et dépourvu de toute structure polaire. Il est libre dans le cytoplasme (fig. 69), en dépit de ce que pourraient faire croire certaines images (fig. 70) sur lesquelles il se présente environné de vacuoles qui simulent une cavité nucléaire.

A l'*anaphase*, tous les chromosomes-fils, en deux stocks parallèles, montent synchroniquement aux pôles et, très tôt en *télophase*, alors que la déspiralisation semble à peine commencée (fig. 71), la membrane nucléaire est reconstituée.

2. - *Gelidium latifolium* var. *luxurians* (Pl. III, fig. 76 à 87).

Dans les cellules corticales intercinétiques où, on l'a vu, le noyau possède un enchylème Feulgen-positif avec quelques rares chromocentres en position polaire (fig. 73), la *prophase* débute par l'apparition, çà et là, de portions de réseau caractérisé qui se substituent au fond rose homogène de l'enchylème. Le plus fréquemment, ce sont des travées de très petites granulations Feulgen-positives qui sont tout d'abord repérables (fig. 76). Ces granulations grossissent ensuite, et c'est alors qu'on peut apercevoir entre elles des connections sous la forme de très fins filaments de chromatine (fig. 77). Les chaînettes ainsi constituées se raccourcissent par endroits, amenant des granules successifs à se rejoindre et à fusionner (fig. 78). Le nombre de ces granules diminue donc tandis que leur taille s'accroît et bientôt, à un stade plus avancé (fig. 79), on ne peut plus parler, pour ces unités, de chaînettes mais de masses plus ou moins étoilées qui, après régularisation des contours et ultime contraction, constitueront les chromosomes. Il ne m'a pas été possible de déterminer si chaque chaînette de granules était à l'origine de plusieurs chromosomes, ou d'un seul ; mais il est un détail facile à repérer, c'est que toutes les parties du réticulum n'évoluent pas de façon synchrone ; alors que pour certaines la condensation est déjà très avancée, elle peut manifester pour d'autres un important retard, comme le montrent les fig. 78, 79 et 80 : sur les deux premières, dans un noyau en prophase déjà avancée, la calotte apicale est encore au stade de déspiralisation intercinétique et, sur la fig. 80, on aperçoit nettement une chaînette de granules, encore en voie de raccourcissement, au milieu de chromosomes très proches de leur état de condensation maximum.

La détermination du nombre des chromosomes n'est pas chose aisée, car ils sont nombreux et groupés dans un petit espace ; il m'a semblé que, dans l'exemplaire stérile utilisé, ce nombre devait être compris entre 25 et 30 (la figure 81 montre 26 granules), ce qui est de toute façon un résultat très éloigné de celui obtenu par

Dixon (*loc. cit.*), selon qui on aurait sensiblement, aussi bien chez *G. latifolium* que chez *G. corneum*, n = 5 et 2 n = 10.

Les *métaphases* (fig. 82 à 84) montrent que le fuseau est libre et le plus souvent entouré d'une couche de cytoplasme très mince ; ses extrémités sont, soit tronquées (fig. 82), soit arrondies en voûtes et toujours dépourvues de formations polaires pouvant évoquer des centrosomes.

Les *anaphases* (fig. 85) n'offrent rien de particulier.

En *télophase* (fig. 86 et 87), on assiste à une évolution inverse de celle de la prophase, avec retour à une structure à enchylème pseudo-homogène.

Cryptonémiales

Une seule espèce de tout ce grand groupe a jusqu'à présent fait l'objet d'une étude détaillée du noyau somatique et de sa division ; il s'agit de *Corallina officinalis* var. *mediterranea* (S. Yamanouchi, 1921). Les autres travaux caryologiques, et notamment les belles publications de S. Suneson (1937, 1943, 1945, 1950) ne fournissent que très peu de détails sur le déroulement de la mitose, se bornant plus ou moins à des numérations chromosomiques.

I. - *Dumontia incrassata* (Pl. III, fig. 90 à 99).

G.A. Dunn (1916) et H. Kylin (1923), bien qu'ayant examiné cytologiquement cette espèce, n'apportent aucun élément relatif à la mitose. L'emploi de la méthode de coloration de Feulgen m'a permis de combler cette lacune et en outre de montrer, comme il a été dit plus haut, que le noyau contenait bien un réseau de chromatine, contrairement à ce qu'avaient prétendu ces auteurs (fig. 88 et 89).

La *prophase* est marquée à son début par un accroissement de colorabilité de certains territoires privilégiés du réseau où apparaissent des chromocentres qui commencent à grossir (fig. 90 et 91). Puis les filaments du réseau se rompent par endroits, isolant des trabécules sur lesquels les granules de chromatine ne tardent pas à fusionner (fig. 92). Ces trabécules se raccourcissent par contraction, tout en conservant longtemps encore, à leurs extrémités, des appendices filamenteux parfois multiples (fig. 93) ; ces derniers finissent par être absorbés par le processus de condensation et les chromosomes sont alors constitués (fig. 94 et 95). Quelquefois, au cours de l'évolution prophasique, le noyau prend une forme de fuseau (fig. 95) ; cette déformation se rencontre uniquement dans les cellules corticales externes où le contenu est très dense, et est due vraisemblablement à des pressions exercées par celui-ci sur le noyau.

En *métaphase* (fig. 96), la plaque équatoriale, très contractée, est située dans un espace nucléaire limpide et réfringent, non limité par une membrane. Je n'ai pu y repérer les contours du fuseau ; à l'emplacement des pôles n'existe aucun indice de formations centrosomiennes.

Après l'*anaphase* (fig. 97), la *télophase* semble se dérouler très rapidement et s'effectue, avant que les noyaux-fils ne réapparaissent bien constitués, par une décontraction de l'appareil chromatinien, accompagnée d'une perte de colorabilité de la chromatine elle-même. Seule la méthode de Feulgen permet de suivre ces transformations (fig. 98 et 99).

Le dénombrement chromosomique dans les cellules végétatives ne présente pas de très grandes difficultés, malgré la faible taille des éléments et grâce aux préparations au Feulgen qui fournissent des images très claires ; les chromosomes sont punctiformes, à peu près tous de même taille et dispersés dans la cavité nucléaire d'une manière suffisamment lâche pour ne pas donner lieu à trop de confusions. J'en ai compté, selon les images observées (fig. 94 et 95) de 22 à 24, ce dernier chiffre paraissant le plus probable. Le matériel étudié étant stérile, je ne puis malheureusement préciser si c'est là le nombre haploïde ou diploïde.

2. - *Corallina* (Pl. III, fig. 100 à 109).

Corallina officinalis et sa var. *mediterranea* ont fait, à plusieurs reprises, l'objet d'études caryologiques. B.M. Davis (1898) ne s'est occupée que de la division dans le tétrasporocyste, mais M.A. Westbrook (1935, fig. 93 à 96) a fourni une intéressante, bien que très courte, contribution à notre connaissance de la division nucléaire de cette espèce, en figurant un noyau au repos, une prophase, une métaphase et une anaphase colorées par l'hématoxyline et dont il sera question plus bas. S. Suneson (1937) s'est limité au dénombrement des chromosomes dans les spermatocystes ($n = 24$). Le travail le plus complet est celui de S. Yamanouchi (1921), mais il ne renferme malheureusement aucune illustration ni aucune indication de la technique employée.

J'ai moi-même repris l'étude du noyau chez cette espèce, en portant surtout attention à un point particulièrement délicat en même temps que décrit avec complaisance par Yamanouchi : l'existence et le comportement de formations polaires centrosomoïdes au cours de la caryocinèse.

Tous les noyaux du point végétatif sont pourvus d'un réseau à chromocentres largement développé (fig. 100).

Au début de la prophase, après un gonflement sensible du noyau, les chromocentres déjà existants deviennent plus intensément colorables et aussi plus gros ; il en est de même de certaines portions du réseau tandis que d'autres, au contraire, s'évanouissent. Bientôt le nombre des chromocentres diminue, ce qui semble dû à la fusion de plusieurs éléments en un seul : le filament qui les réunit se contractant, ils en viennent à s'accoler et à se confondre. Les gros chromocentres ainsi formés gardent longtemps des prolongements ténus, parfois ramifiés, restes de filaments du réseau en voie de contraction (fig. 102 et 105) ; puis enfin ces prolongements disparaissent, et après une ultime contraction, les chromosomes sont constitués (fig. 106).

Au moment de la *métaphase* (fig. 107), le nucléole a complètement

disparu ; la membrane nucléaire se dissout, pendant que les chromosomes se disposent en plaque métaphasique et que s'organise, au sein de l'enchylème restant dans l'espace nucléaire, un petit fuseau. La figure de mitose est alors d'un volume très réduit, comparativement à celui de la prophase dont elle dérive. *Anaphase* (fig. 108 et 109) et *télophase* n'ont paru présenter aucun caractère bien particulier ; en *télophase*, très rapidement, les processus de décontraction et de perte de colorabilité se déroulent à l'inverse de ceux qui caractérisent la prophase.

Yamanouchi s'est peu étendu sur le cycle de la chromatine, en particulier au cours de la longue prophase ; mais le peu qu'il en dit n'est pas en contradiction avec la description ci-dessus. En revanche, il décrit en détail des « corps centrosomoïdes » (centrosome-like bodies) que je n'ai absolument pas pu retrouver.

Selon cet auteur, à chaque pôle du noyau et près de la membrane nucléaire, apparaît, en début de prophase, un petit grain qui grossit ensuite, donnant une « *centrosphère* » ; cette dernière, persistant pendant la métaphase et l'anaphase, ne disparaîtrait qu'en fin de télophase, alors que les noyaux fils sont revenus à l'état quiescent. Qu'ils soient sous la forme de grains ou bien de centrosphères, ces « corps centrosomoïdes » sont générateurs de fibres fusoriales, tandis qu'autour d'eux se disposent des rayons astériens. Aucun terme, dans la description de Yamanouchi, ne permet de supposer que ces formations polaires pourraient ne pas être constantes.

J'ai en vain recherché ces « corps centrosomoïdes » avec une technique (Flemming faible-hématoxyline) qui, en principe, conserve très bien ces organites. Certes, il existe des granules sidérophiles cytoplasmiques plaqués contre la membrane nucléaire, mais on ne peut leur attribuer la valeur de centrosomes pour de multiples raisons. Tout d'abord, ces granules ne se distinguent pas d'autres qui leurs sont semblables et qui sont dispersés dans le cytoplasme ; ensuite, leur présence semble indépendante du stade d'évolution de la mitose car on les trouve aussi fréquemment sur un noyau au repos qu'en prophase et, le plus souvent, les prophases déjà bien avancées (fig. 103, 104 et 105) n'en montrent aucune trace ; lorsqu'ils existent sans aucun doute, ils sont loin d'être situés à l'emplacement des pôles du futur fuseau, qui sont assez facilement repérables dans le cas présent. Ces granules, enfin, ne m'ont jamais paru constituer un foyer de convergence de rayons astériens ; ils sont, au contraire, disposés au sein d'une masse de cytoplasme dense, plaquée sur le noyau et d'un volume et d'une forme extrêmement variables. Peut-être est-ce à de telles masses de cytoplasme que Yamanouchi fait allusion en parlant de centrosphères ; mais ces amas protoplasmiques, pas plus que les granules dont ils se rapprochent par certains caractères — comme leur similitude avec d'autres amas cytoplasmiques non juxtanucléaires, ainsi que leur inconstance dans l'espace et dans le temps — ne peuvent raisonnablement être considérés comme des formations centrosomiennes. Il semble bien également que les calottes de cytoplasme dense qui coiffent les noyaux-fils en fin d'anaphase et en télophase soient, elles aussi, réductibles à des concentrations locales de cytoplasme et non assimilables à des formations centrosomiennes. Je n'ai pu, bien entendu, vérifier que l'élaboration des fibres fusoriales se faisait à partir de telles formations, comme l'avance Yamanouchi. Westrook (1935) n'a, pas plus que moi-même, aperçu ces formations polaires.

Le nombre des chromosomes a été déterminé par Yamanouchi ($n = 24$; $2n = 48$) et par Suneson ($n = 24$). J'ai moi-même trouvé $2n = 48$.

Les autres Corallinacées, qui ont été examinées cytologiquement, ne l'ont été que très sommairement, et dans chaque cas les auteurs se sont bornés à dénombrer les chromosomes. Ainsi en a-t-il été pour *Amphiroa aberrans :* n = 24 et 2 n = 48 (Segawa, 1941) ; pour *Mastophora lamourouxii :* n = ca. 24 (Suneson, 1945) ; pour *Melobesia farinosa :* n = 24 et 2 n = 48 (Balakrishnan, 1947) ; pour *Dermatolithon litorale :* 2 n (?) = ca. 30 et pour *D. corallinae :* n = 16 et 2 n = 32 (Suneson, 1950, sous les noms de *Lithophyllum litorale* et *L. corallinae*) ; pour *Jania rubens* enfin : n = 24 (Suneson, 1937).

J'ai rapidement étudié noyaux et mitose chez *Jania rubens* et n'ai pas trouvé de différences sensibles avec *Corallina officinalis ;* en fin de prophase j'ai pu compter 2 n = 48.

3. - *Peyssonelia squamaria* (Pl. IV, fig. 115 à 123).

Aucun *Peyssonelia* n'avait encore été examiné cytologiquement. Chez *P. squamaria,* j'ai étudié la mitose dans les cellules initiales de l'hypothalle et des pleuridies, et dans les rhizoïdes ; dans tous les cas le déroulement est identique.

En début de *prophase,* le noyau (cf. p. 482 et fig. 115 à 117) acquiert une taille plus importante et, s'il était en olive — comme c'est le cas dans les rhizoïdes — il prend une forme sphérique ou subsphérique. La genèse des chromosomes se déroule d'une façon très comparable à ce qui existe chez *Corallina :* renforcement de la taille et de la chromaticité de certaines parties du réseau, notamment celles qui avoisinent les chromocentres (fig. 115) ; puis rupture des connections apparentes entre ces segments qui progressivement se contractent et perdent de plus en plus leur caractère filamenteux. Pendant longtemps ces chromosomes en formation vont avoir l'aspect de filaments simples ou à courtes ramifications, relativement épais et toruleux, très contournés (fig. 116). A l'état définitif, ils se présentent sous la forme de bâtonnets plus ou moins courts et dans l'exemplaire — stérile — étudié, j'en ai dénombré de 40 à 46. Le nucléole persiste jusqu'à un stade très avancé et est encore présent et très volumineux alors que les chromosomes sont déjà parfaitement formés (fig. 118 et 119).

En *métaphase,* le nucléole a complètement disparu et tous les chromosomes sont parfaitement rangés sur une plaque équatoriale et extrêmement tassés les uns contre les autres. Le fuseau, dont la substance présente une colorabilité non négligeable, est à pôles arrondis en dômes (fig. 120 et 121), et le tout d'une régularité quasi parfaite. Une striation semble exister ; elle n'est que très rarement visible et seulement après traitement au Feulgen. Cette figure de métaphase est ordinairement située au centre d'un espace clair, ménagé entre des accumulations de cytoplasme plus colorable, et qui est très vraisemblablement un reste de suc nucléaire, mais un reste seulement, car le volume de l'ensemble est nettement inférieur à celui du noyau prophasique dont il dérive. De toute façon aucune membrane limitante n'est repérable.

A l'*anaphase,* les deux stocks chromosomiques se séparent avec un ensemble remarquable tandis qu'apparaît entre eux deux, dans

la pièce intermédiaire du fuseau, une très nette striation longitudinale (fig. 122).

La petite taille des figures de *télophase* et la trop grande densité du réseau chromatique aux moments intéressants n'ont pas permis d'en suivre avec fruit l'évolution, qui semble d'ailleurs être très rapide (fig. 123).

4. - *Kallymenia reniformis* (Pl. IV, fig. 125 à 128).

Je n'ai pu voir de cette espèce — qui n'avait pas encore été étudiée cytologiquement — que peu de figures de mitose ; celles qu'on rencontre dans les cellules corticales sont minuscules, et elles sont très peu nombreuses dans les cellules étoilées de la partie médullaire, qui sont plurinucléées. Malgré ces difficultés, on peut affirmer que la division nucléaire se déroule comme suit.

En *prophase,* une part importante des parties filamenteuses du réseau disparaît, les portions restantes subsistant encore longtemps sous la forme de lambeaux appendus aux chromocentres (fig. 125). Puis ces derniers croissent en taille et en colorabilité, ainsi qu'en nombre, mais la grande rareté des figures ainsi que leur dimension réduite ne m'ont pas permis d'élucider s'il y avait, à l'origine de cette multiplication, apparition de chromocentres néo-formés ou bien fragmentation des chromocentres existant déjà pendant l'état de repos du noyau. Quoi qu'il en soit, c'est au moins une trentaine de granules qu'arbore le noyau en fin de prophase — au moins dans le présent exemple (fig. 126) — et qu'on peut considérer comme étant des chromosomes très proches de l'état définitif.

En *métaphase,* la figure nucléaire accuse une diminution sensible de taille par rapport à celle des prophases correspondantes. La membrane nucléaire a disparu ; une quantité importante de caryolymphe a dû se répandre dans le cytoplasme et l'ensemble fuseau-plaque métaphasique baigne alors directement dans ce dernier. Le fuseau, formé d'une substance homogène réfringente, ne présente aucune strie ; son caractère le plus remarquable est sans conteste le fait d'être très fortement tronqué au point qu'il se réduit à deux disques légèrement tronconiques, aux grandes bases appliquées sur la plaque métaphasique de part et d'autre de celle-ci, tandis que les petites bases — les pôles du fuseau — sont planes ou légèrement arquées en voûte ; leur surface est à ce moment parsemée le plus souvent de nombreux petits granules sidérophiles (fig. 127 et 128).

Gigartinales

Pour cet ordre, encore plus que pour le précédent, apparaissent réduites nos connaissances sur le noyau végétatif et sa division.

H. Kylin (1923) décrit très sommairement le noyau au repos de *Plocamium coccineum, Rhodophyllis bifida* et *Cystoclonium purpu-*

reum ; en ce qui concerne la prophase de ces deux dernières espèces, il renvoie à ses descriptions de *Rhodomela* (1914) et de *Griffithsia* (1916 a). L'étude cytologique du *Phyllophora brodiaei* due à H. Claussen (1929) n'apporte aucune précision relativement au déroulement de la mitose chez cette espèce. En revanche, A.P. Austin (1960 b) a donné de la division nucléaire chez *Furcellaria fastigiata* une description intéressante, bien que dépourvue d'illustration.

I. - *Furcellaria fastigiata* (Pl. IV, fig. 134 à 144).

Cette espèce constitue un bon matériel et l'étude caryologique en est pleine d'intérêt ; les noyaux sont relativement gros et, bien que chaque cellule n'en contienne qu'un seul, les étapes de la division sont aisées à observer dans les parties apicales des frondes où les mitoses sont fréquentes et où les plastes, encore peu développés et peu colorables, cèdent facilement à la différentiation.

Tout comme le noyau au repos, dont les portions les plus fines du réseau sont très sensibles à la régression, les premiers stades de la mitose ne peuvent s'étudier avec fruit que sur des préparations colorées par la méthode de Feulgen.

La *prophase* débute par une augmentation considérable de la taille du noyau qui double ou presque de volume. En même temps, la chromaticité du réseau s'accroît notablement (fig. 134) et peu après, par un processus que je n'ai pu élucider dans le détail, ce réseau, formé jusque-là de filaments en apparence anastomosés, fait place à un système de filaments bien séparés et finement moniliformes (fig. 135).

Ceux-ci s'épaississent lentement en conservant un aspect toruleux, en même temps que leurs anastomoses deviennent moins fréquentes (fig. 135 et 136) ; il arrive un moment où, quoique encore très allongés, ils apparaissent distincts les uns des autres pour la plupart et peuvent être dessinés individuellement (fig. 137 à 139). Leur épaississement se poursuit en s'accompagnant d'un raccourcissement progressif et d'une uniformisation de leur diamètre, jusqu'à ce qu'ils soient parvenus à l'état de bâtonnets gros et courts, presque tous identiques. En fin de prophase, ils sont dispersés dans tout l'enchylème alors que le nucléole a très fortement diminué ; on peut en dénombrer une trentaine dans les noyaux des gamétophytes.

En *métaphase,* la membrane nucléaire a disparu ; le suc nucléaire s'est dispersé dans le cytoplasme où le fuseau flotte librement. Ce dernier est très court, surbaissé, très finement fibrilleux et ses extrémités, en dômes très souvent aplatis, montrent parfois quelques granules sidérophiles dispersés ; aucune structure polaire évoquant une formation centrosomienne ne peut être décelée (fig. 141 et 142).

En *anaphase,* les chromosomes restent densément groupés en deux stocks qui s'éloignent rapidement l'un de l'autre et la pièce intermédiaire du fuseau, d'abord large et striée (fig. 143), est bientôt réduite à un cordon très étiré. Les deux lots de chromosomes-fils entrent très rapidement en *télophase* et reconstituent deux noyaux à réseau caractérisé (fig. 144).

Austin (*loc. cit.*) a observé les traits essentiels de cette mitose : fuseau libre et dépourvu de formations polaires, chromosomes qui se forment progressivement à partir d'un réseau et paraissent anastomosés dans les premiers stades de leur individualisation ; il a décrit des chromosomes en forme d'haltères, dont je n'ai pu retrouver d'exemples. Enfin, il a trouvé $n = 34$ et $2n = 68$.

2. - *Gracilaria verrucosa* (Pl. V, fig. 147 à 153).

Le noyau des cellules corticales externes rappelle beaucoup celui des mêmes cellules de *Furcellaria*, par sa forme irrégulière et son enchylème nettement Feulgen-positif (fig. 145). Les cellules corticales internes possèdent, au contraire, des noyaux à réticulum distinct et chromocentrique (fig. 146), et c'est là qu'a surtout été étudiée la mitose.

La *prophase* débute par un renforcement de taille et de colorabilité des chromocentres ; puis la quantité des grains Feulgen-positifs augmente très sensiblement (fig. 147), et les connections qui reliaient jusqu'alors les granules les uns aux autres se rompent en certains endroits (fig. 148 et 149). Les chaînes de granules formées ainsi se raccourcissent de plus en plus pour constituer bientôt des chromosomes, au nombre d'une trentaine environ dans les noyaux du gamétophyte (fig. 150).

Le peu qui a pu être vu de la division dans les cellules corticales montre que le noyau commence tout d'abord par devenir sphérique ; puis apparaissent des travées de granules de chromatine qui évoluent comme ci-dessus alors que la caryolymphe perd très rapidement sa réactivité positive.

La *métaphase* est caractérisée par une disparition totale de la membrane, par une grande réduction du volume nucléaire, et par un fuseau extrêmement surbaissé, qui paraît homogène et dont les pôles, très obtus, sont complètement dépourvus de formations polaires visibles (fig. 152).

En *télophase* (fig. 153), la catachromase suit une voie sensiblement inverse de l'évolution prophasique.

Rhodyméniales

De cet ordre, seuls les genres *Rhodymenia* et *Lomentaria* ont déjà fait l'objet d'une étude un peu étendue.

J'en ai personnellement repris l'examen, ainsi que d'un *Botryocladia*.

1. - *Rhodymenia palmata* (Pl. V, fig. 161 à 171).

M.A. Westbrook (1928) a donné une courte description du noyau et de la mitose chez cette espèce dont l'étude à l'hématoxyline s'est révélée diffi-

cile. Au cours de la coloration par cette technique, l'enchylème du noyau au repos prend une teinte grise homogène, sauf dans les cellules âgées où on peut apercevoir un réseau très délicat ; l'application de la méthode de Feulgen a conduit à des résultats parallèles : l'enchylème des noyaux des cellules jeunes, Feulgen-positif, se colore de façon homogène (Westbrook, 1930). L'évolution prophasique se fait sans « spirème », les chromosomes apparaissant dès le début comme des granules profondément colorables ; le fuseau métaphasique est libre dans le cytoplasme et dépourvu de centrosomes. Le nombre des chromosomes serait, selon Westbrook, au moins égal à 20 dans le tétrasporophyte ; selon Austin (1956), il serait de 21 dans le gamétophyte.

Cette espèce, très intéressante par son cycle cytologique aberrant dont nous aurons à reparler, l'est aussi au point de vue purement morphologique, par ses chromosomes de taille relativement forte et les détails de sa mitose. Grâce aux possibilités offertes par la réaction de Feulgen, l'étude a pu en être menée à bien, soit sur des points végétatifs, soit par l'observation des cinèses préalables à l'individualisation du tétrasporocyste ou à la première division des tétraspores en germination.

Les noyaux sont, on l'a vu (cf. p. 492, et fig. 154 à 160), très riches en chromatine et dans le point végétatif celle-ci constitue à la fois une partie de la caryolymphe et un peloton très embrouillé de filaments extrêmement ténus qui occupe, à l'exception du nucléole, toute la cavité nucléaire (fig. 154 à 156).

La *prophase* s'annonce par un accroissement de volume du noyau, puis certains filaments privilégiés du réseau acquièrent une chromaticité plus grande, en même temps que d'autres subissent l'évolution inverse et que l'enchylème perd sa réactivité au Feulgen. A partir de ce moment l'image nucléaire se clarifie ; au peloton embrouillé primitif succède un nombre réduit de filaments moniliformes qui vont progressivement se raccourcir et s'épaissir pour constituer les chromosomes définitifs. Au début (fig. 161 et 162), il est très difficile de suivre complètement ces filaments encore longs et qui se recoupent en de multiples endroits dans la cavité nucléaire ; mais un peu plus tard, après qu'ils ont subi un notable raccourcissement, cela devient possible et on peut alors constater que chacun d'eux est constitué d'une partie moyenne toruleuse plus épaisse que le filament primitif, et de deux extrémités très longuement effilées (fig. 163 et 164). Celles-ci finissent par être absorbées par les chromosomes (fig. 165) dont le diamètre devient à peu près constant sur toute leur longueur. On peut à partir de ce moment les dénombrer avec précision et observer qu'il existe parmi eux des variations de taille considérables et que quatre d'entre eux, au moins, sont notoirement plus longs que la moyenne. Chez certains, en outre, se manifeste une tendance nette à une torsion en spirale. Ils sont encore loin toutefois de leur état définitif qu'ils n'atteindront qu'au terme d'une importante contraction ; et les aspects en torsades signalés ci-dessus ne seraient peut-être pas autre chose que des témoins d'une spiralisation secondaire, ou même d'un ordre supérieur, du chromonéma ; je n'ai malheureusement pas eu l'occasion d'étudier plus longuement ce phénomène.

La *prométaphase* (fig. 166), vraisemblablement longue car c'est une figure fréquente dans les préparations, permet à son début de

dénombrer 14 ou 15 éléments (la diacinèse confirmera le nombre 14) très trapus, et très visiblement fissurés longitudinalement, particularité qui n'est visible que tout à la fin de la contraction. Ce nombre, que j'ai antérieurement publié (Magne, 1959), et qui se retrouve à la fois dans les tétrasporophytes et les gamétophytes mâles (seuls connus) est différent de celui obtenu par Westbrook (1928) et par Austin (1956).

En *métaphase* (fig. 167 et 168), le fuseau entièrement libre est homogène et complètement dépourvu de structures polaires, observations qui sont en parfait accord avec celles de Westbrook (1928). La plaque métaphasique, malgré l'hétérogénéité du stock chromosomique, est à bords bien parallèles en vue de profil. L'*anaphase* (fig. 169) est sans particularités bien marquantes, sauf peut-être qu'on y voit réapparaître l'hétérogénéité du stock des chromosomes dont les plus longs se séparent plus difficilement que les autres.

Les figures de *télophase* (fig. 170 et 171) témoignent d'une déspiralisation accélérée des chromosomes, pendant que s'effectue la reconstitution du nucléole ; la membrane nucléaire ne semble être régénérée, elle, que très tardivement.

2. - *Lomentaria.*

Les représentants de ce genre sont d'une étude particulièrement difficile, à cause de la très petite taille des noyaux cellulaires ; peu de caryologistes s'y sont intéressés.

Le peu de renseignements que nous possédions jusqu'alors est dû à N. Svedelius (1937), qui a compté les chromosomes chez *L. clavellosa* (n = 10) ainsi que chez *L. rosea* (*L. orcadensis*) dont il a étudié la mitose dans les cellules sécrétrices (« Kugelzellen » de C. Bliding, 1928) ; et là comme dans la division des tétrasporocystes de la même espèce — mais malheureusement sans fournir d'illustrations — il aboutit à cette conclusion que la division est endonucléaire et que « ... régulièrement, les chromosomes émigrent dans le nucléole et en ressortent ensuite, ceci avant et après chaque mitose ».

J'ai étudié surtout *Lomentaria articulata* (Pl. V, fig. 175 à 178).

Les différentes étapes de la mitose ne peuvent que très difficilement être suivies dans leurs détails, par suite de la très petite taille des éléments. Toutefois, les points suivants peuvent être considérés comme acquis :

En *prophase,* l'embryon de réseau qui caractérisait les noyaux du sommet végétatif (fig. 173) se développe et présente bientôt des granulations très chromatiques dont le nombre, d'abord faible (fig. 175), augmente ensuite peu à peu (fig. 176) pendant que l'enchylème perd complètement sa réactivité positive au Feulgen ; il est difficile de savoir si le nombre ainsi atteint est égal à celui des chromosomes, ou supérieur ; quoi qu'il en soit, un certain nombre de ces granules, sinon tous, grossissent pour donner les chromosomes.

Les quelques *métaphases* qui ont pu être observées (fig. 177 et 178) montrent un fuseau, libre dans le cytoplasme, apparemment

homogène, aux extrémités tronquées et dépourvues de formations polaires. Les *anaphases* et *télophases* sont minuscules et sans caractères particuliers.

Chez *Lomentaria clavellosa* (fig. 179 et 180) et chez *L. orcadensis* (fig. 181 et 182), quoique ne disposant que de peu d'images, j'ai pu constater que la structure nucléaire et le déroulement de la mitose sont, dans leurs traits essentiels, identiques à ce qui existe chez *L. articulata*. Notamment, je n'ai rencontré *aucun* indice qui pourrait confirmer, chez *L. orcadensis*, la description qu'a donnée Svedelius ; au contraire, les chromosomes s'y comportent de façon tout à fait normale puisqu'ils se groupent sans ambiguïté en une plaque métaphasique bien caractérisée (fig. 182).

3. - *Botryocladia* (Pl. V, fig. 183 à 189).

Ce genre n'avait jusqu'à ce jour jamais fait l'objet de recherches caryologiques. J'ai étudié le *Botryocladia botryoides*.

Comme on pourra s'en rendre compte d'après les fig. 183 à 189, la similitude est presque parfaite, au point de vue caryologique, entre cette espèce et les *Lomentaria* examinés plus haut. La seule différence qui vaille la peine d'être notée est qu'ici les fuseaux des métaphases sont souvent pourvus de formations polaires en calottes (fig. 189) ; d'autre part, ces fuseaux sont plus ou moins enfermés dans une gangue achromatique, bien distincte du cytoplasme d'alentour, mais dont leurs extrémités sortent toutefois dans certains cas (fig. 188 et 189).

4. - *Chylocladia* et *Gastroclonium*.

Selon Kylin (1923), la mitose chez *Chylocladia verticillata* (étudié sous le nom de *Ch. kaliformis*) se déroulerait comme chez *Rhodomela virgata*.

A.P. Austin (1956) a dénombré les chromosomes chez *Gastroclonium ovatum* (sous le nom de *G. purpureum*) ; chez cette espèce, $2n = 50$.

Bonnemaisoniales

De ce groupe, d'une étude difficile, nous savons bien peu de choses en ce qui concerne la mitose. La contribution la plus importante est celle de Kylin (1916 b) qui a observé la caryocinèse chez *Bonnemaisonia asparagoides ;* la prophase s'y accomplit par une disparition des filaments du réseau tandis que les chromocentres grossissent et vraisemblablement fusionnent plus ou moins les uns avec les autres pour donner finalement les chromosomes ; la métaphase ne semble pas avoir été vue, mais une jeune anaphase est figurée, avec fuseau homogène à contours bien dessinés et dépourvu de formations polaires.

Svedelius (1933) s'est borné à des dénombrements chromosomiques chez cette même espèce, où il a trouvé n = ca. 18, et chez *Asparagopsis armata* (n = ca. 10).

J'ai entrepris, à l'aide des techniques à l'hématoxyline et au Feulgen, l'étude de plusieurs espèces.

1. - *Bonnemaisonia hamifera* (Pl. VI, fig. 192 à 197).

Chez cette espèce, les *mitoses* sont fréquentes dans les sommets végétatifs, mais leur étude est rendue difficile par l'exiguïté des figures dans les cellules subterminales et par la régression quasi impossible du cytoplasme des cellules initiales. Dans les cellules corticales adultes mais encore proches de l'apex, les divisions sont beaucoup plus rares mais en revanche elles fournissent des images plus facilement lisibles.

Comme on l'a vu (p. 493 et fig. 190 et 191), le noyau au repos est toujours pourvu d'un réseau plus ou moins apparent, même dans les cellules initiales où, cependant, une partie de la chromatine semble dissoute dans l'enchylème.

Au cours de la prophase, les éléments du réseau s'organisent tout d'abord en longues travées plus nettement chromatiques ; ceci est relativement aisé à suivre dans les noyaux pourvus d'un réseau bien caractérisé (fig. 191), et peut être retrouvé aussi dans ceux des cellules initiales où l'on voit en effet apparaître progressivement des travées plus colorables que le fond, tandis que ce dernier perd de plus en plus sa réactivité. Les travées ainsi individualisées semblent bien — pour autant qu'on puisse en reconstituer l'évolution — passer non pas directement à des cordons d'un diamètre ayant tendance à s'égaliser, comme on pourrait s'y attendre, mais plutôt à de courts chapelets de 2-4 granules (fig. 194) ; ce n'est que plus tard, après une contraction plus poussée encore, que s'individualiseront les chromosomes eux-mêmes (fig. 195) sous la forme de 20 à 25 grains ou bâtonnets.

En *métaphase*, les fuseaux sont très surbaissés, apparemment complètement dépourvus de formations polaires, et libres dans le cytoplasme (fig. 196 et 197).

2. - *Bonnemaisonia asparagoides*.

Chez cette espèce, les cellules jeunes susceptibles de se diviser possèdent un contenu très difficile à différencier et un noyau très petit et très peu chromatique. Toutefois, et bien que ne disposant pas de documents suffisants pour décrire en détail le processus d'élaboration des chromosomes, j'ai pu vérifier que ceux-ci se forment bien à partir du réseau et que le fuseau est libre dans le cytoplasme, comme l'avait annoncé Kylin (1916 b).

Je me suis surtout attaché au dénombrement des chromosomes ; le nombre haploïde (n = 18) se retrouve à la fois dans les cellules végétatives du gamétophyte, les spermaties et les cellules nourricières

du rameau carpogonial (fig. K, L et M, p. 630) tandis que les noyaux du carposporophyte sont diploïdes (2 n = 36 : fig. N, p. 630), ainsi que j'ai déjà eu l'occasion de le faire connaître (Magne, 1960 a).

3. - *Asparagopsis armata* (Pl. VI, fig. 203 à 207).

Svedelius (1933) n'a rien écrit sur la mitose chez cette espèce.

Personnellement, j'en ai suivi le déroulement dans les cellules initiales où le noyau au repos présente, on le sait (cf. p. 494), un enchylème optiquement vide mais à réactivité Feulgen positive évidente (fig. 198).

Dès le début de la *prophase* apparaissent, dans la caryolymphe, des centres de condensation de la chromatine, sous la forme d'éléments figurés à contours peu précis, encore faiblement chromatiques et dont plusieurs sont reliés l'un à l'autre par des ponts de chromatine pâle (fig. 203). Pendant que la caryolymphe perd sa réactivité, ces éléments évoluent lentement, par une augmentation de chromaticité et une tendance à préciser leurs contours, vers l'état de chromosomes flottant entre la membrane nucléaire et un très volumineux nucléole (fig. 204). Ces processus, toutefois, se révèlent peu intenses et en fin de prophase les chromosomes demeurent difficiles à distinguer et à dénombrer, par suite de leur imprécision et de leur faible chromaticité ; ils n'atteignent leur condensation maximum qu'au moment de se disposer en plaque métaphasique.

La *métaphase* (fig. 205) montre un fuseau achromatique homogène et assez surbaissé, dépourvu de formations polaires et libre dans le cytoplasme. Dans les cellules initiales, où l'on rencontre un nucléole particulièrement développé, une partie très importante de la substance de celui-ci persiste pendant la métaphase (fig. 206). En *anaphase*, la séparation des chromosomes-fils est parfaitement synchrone et ce sont deux plaques-filles bien parallèles qui se dirigent vers les pôles (fig. 207).

4. - *Falkenbergia rufolanosa* n'est autre que le sporophyte de l'espèce précédente, comme l'ont montré les travaux de J. et G. Feldmann (1942).

Dans le *noyau au repos* des cellules initiales, la chromatine, au contraire de ce qui existe chez *Asparagopsis*, se présente sous la forme d'éléments figurés flottant dans une caryolymphe incolore. Ces éléments sont extrêmement peu chromatiques, pour la plupart en masses plus ou moins polygonales de taille variable, se situant pour certains à la limite de la visibilité ; beaucoup sont libres, les autres étant interconnectés ; l'un d'eux, enfin, en long cordon mince, dessine constamment une figure en W très caractéristique (fig. 208). Le nombre de ces éléments est bien inférieur à celui des chromosomes.

En *prophase*, on observe la disparition de la curieuse figure en W, et aussi une augmentation sensible du nombre de chromocentres

(fig. 209). Mais, comme chez *Asparagopsis*, ceux-ci n'évoluent guère pendant toute la prophase et la décision sur le nombre des chromosomes demeure incertaine, comme il sera indiqué plus loin.

Le nucléole est remarquable. Enorme dès le stade de repos (fig. 208), il subsiste presque inchangé jusqu'en *métaphase* (fig. 210) où, parfois fragmenté, il occupe la majeure partie du champ nucléaire, repoussant sur le côté la plaque équatoriale pendant que le fuseau, très comprimé, devient invisible.

En début de *télophase*, les stocks de chromosomes en voie de décontraction sont accompagnés de gros amas nucléolaires ; je n'ai pu déterminer s'il s'agissait là d'un appareil nucléolaire en voie d'élaboration ou de restes nucléolaires du noyau-père qui se seraient partagés par moitiés, chacune d'elles accompagnant l'un des stocks dans sa migration anaphasique.

La détermination du nombre des chromosomes est d'un particulier intérêt chez les Bonnemaisoniacées dont le cycle, comportant chez plusieurs espèces une alternance de générations hétéromorphes, n'est pas encore complètement élucidé. Ici, laissant pour plus tard la discussion sur le fond du problème, il ne sera envisagé que les résultats numériques obtenus.

Chez le *Bonnemaisonia asparagoides*, malgré la petite taille des images nucléaires, le dénombrement des chromosomes ne présente pas de difficultés particulières. Au cours de la prophase, ceux-ci sont assez tôt individualisés pour pouvoir être distingués les uns des autres bien avant le passage en métaphase. Aussi est-il normal que les différents auteurs s'accordent sur leur nombre ; les résultats ont été, en ce qui concerne le gamétophyte : n = ca 20 (Kylin, 1916 b), n = ca 18 (Svedelius, 1933) ; n = 18 (Magne, 1960 a). Chez l'espèce voisine *B. hamifera*, il serait également possible, semble-t-il, de parvenir à un résultat aussi assuré, à la condition d'étudier de très nombreuses fins de prophases ; je n'ai pu mener parfaitement à bien un tel programme, mais je pense que le nombre de chromosomes est très probablement compris entre 20 et 25 ; la figure 195, l'une des meilleures obtenues jusqu'à présent, montre 24 granules qui sont vraisemblablement des chromosomes dont l'évolution est presque terminée.

Chez les autres Bonnemaisoniacées de notre flore, le comptage des chromosomes est une opération malheureusement beaucoup plus délicate. Chez *Asparagopsis armata*, *Falkenbergia rufolanosa* et aussi *Trailliella intricata*, espèce étudiée mais non décrite ici, j'ai éprouvé de très grandes difficultés. Les noyaux des cellules subterminales sont en effet trop petits pour qu'on puisse tenter des numérations chromosomiques. Dans les noyaux énormes et très peu chromatiques des cellules initiales, d'autre part, et comme je l'ai dit plus haut, les chromosomes ne parviennent à l'état parfait qu'extrêmement tard, en métaphase, alors qu'ils sont trop tassés les uns contre les autres pour être encore distincts ; les prophases montrent des granules qui, outre leur très faible taille, présentent une colorabilité très réduite et des contours flous, si bien que sur tout dénombrement effectué dans ces conditions plane une incertitude ; il se pourrait en effet que ces granules soient l'équivalent des chromocentres et non des chromosomes, et que plusieurs d'entre eux ne correspondent qu'à un seul

chromosome. Toutefois, à l'occasion des nombreux comptages effectués sur des prophases manifestement âgées (appréciation fondée sur la coloration malgré tout plus intense des granules) et où il existe donc une grande probabilité pour qu'on ait affaire à des chromosomes véritables, je suis toujours parvenu pour chaque forme au même nombre approximativement, c'est-à-dire environ 20 chez *Asparagopsis armata* (fig. 204), 30 au moins chez *Falkenbergia rufolanosa* (fig. 209), 40 au moins chez *Trailliella intricata*. Ces nombres, qu'on peut, semble-t-il, considérer comme les nombres chromosomiques eux-mêmes, ne sont qu'approchés ; toutefois, si leurs valeurs absolues restent encore susceptibles d'améliorations, leurs valeurs relatives sont dès maintenant significatives et il en sera tiré argument par la suite.

Céramiales

L'ordre des Céramiales est celui qui a le plus suscité d'études caryologiques. Ceci est vraisemblablement en grande partie dû au fait que ses représentants sont d'une manipulation histologique relativement aisée et qu'en outre ils possèdent en général des noyaux d'une taille relativement grande. Pour ces mêmes raisons, d'ordre strictement technique, il aurait été tentant de développer, dans la partie originale du présent travail, l'étude caryologique de ce groupe ; cela n'a pas été fait et l'exposé des résultats originaux sera limité, au contraire, à une seule espèce par famille ; l'expérience et la consultation des publications antérieures inclinent, en effet, à penser que l'unité bien connue des familles et de l'ordre se retrouve également dans une certaine mesure dans le domaine cytologique, au moins en ce qui concerne les grandes lignes du processus mitotique, et que l'examen de quelques autres cas ne serait pas de nature à modifier cette conclusion. Toutefois, le caractère fragile de cette dernière ne doit pas être perdu de vue, tant nos connaissances, tout compte fait, sont minces en regard de la profusion d'espèces et de formes qui composent l'ordre des Céramiales.

Le plan d'exposition adopté dans les pages précédentes sera ici un peu modifié, en raison de l'abondance des informations apportées par la littérature et de la contribution originale proportionnellement beaucoup plus réduite. Le cas de chaque famille sera examiné séparément, l'exposé des connaissances antérieures précédant chaque fois l'apport personnel.

Céramiacées

Nos connaissances sur ce groupe étaient jusqu'à présent dues aux travaux de F.T. Lewis (1909), H. Kylin (1916 a), M.A. Westbrook (1930 b et 1930 c) et K.M. Drew (1934).

Selon Lewis (1909), la mitose de *Griffithsia globulifera* (= *G. bornetiana*) présenterait toute une série de traits remarquables, entre autres une formation des chromosomes à partir du nucléole et une métaphase intranucléaire.

Cet auteur donne de la genèse des chromosomes la description suivante. Le nucléole, hétérogène, contient presque toute la chromatine et celle-ci à la prophase, s'écoule sous forme de grains qui cheminent le long des filaments de « linine » sillonnant la cavité nucléaire, et qui se rassemblent, à la périphérie du noyau, en nombre à peu près double de celui des chromosomes. Ces derniers se forment en définitive à partir de ces grains dont le nombre diminue peu à peu, sans doute par fusions.

Le fuseau — toujours selon Lewis — semble dériver du réarrangement des fibres de linine signalées ci-dessus ; à ses pôles figurent des calottes de *kinoplasme*. Au moment de la métaphase, la cavité nucléaire diminue très fortement de volume, mais la *membrane subsiste* et ne se rompt qu'en télophase.

Kylin (1916 a) conteste cette interprétation singulière ; il n'a pu, en effet, retrouver de tels faits chez *Griffithsia corallinoides* (= *G. corallina*) où la mitose s'effectue, au contraire, selon un déroulement beaucoup plus classique.

Les chromosomes dérivent du réseau dont les granules, au cours de la prophase, grossissent et diminuent en nombre — sans doute par fusion — tandis que les filaments disparaissent ; la membrane nucléaire, loin de persister, disparaît dès le début de la métaphase ; le fuseau se trouve ainsi libre dans le cytoplasme et Kylin ne semble pas y avoir observé de formations polaires.

C'est également une mitose de type normal que Westbrook (1930 b et c) a rencontrée chez *Callithamnion tetricum* et chez *Compsothamnion thuyoides*. D'après les figures fournies par cet auteur, le fuseau métaphasique est libre et totalement dénué de formations polaires.

On doit enfin à Drew (1934) une description très claire de la mitose chez *Spermothamnion repens* var. *turneri* (sous le nom de *Spermothamnion turneri*).

Chez cette espèce, les noyaux somatiques en intercinèse contiennent de la chromatine (Drew parle de *karyotine*) sous forme de filaments irréguliers ramifiés et ceux-ci, en prophase, s'épaississent et se segmentent pour donner naissance aux chromosomes. En métaphase, la membrane nucléaire s'amincit tellement qu'elle n'est plus visible. Pourtant, il subsiste bien une frontière entre le cytoplasme environnant et l'aire cytoplasmique claire dans laquelle baigne la plaque équatoriale ; toutefois, cette aire limpide n'est pas toujours bien définie, surtout dans les cellules âgées, et d'ailleurs son individualité décroît à mesure que la division s'avance. Le fuseau a toujours été vu homogène et dépourvu de centrosomes.

H.E. Petersen (1928) a examiné *Ceramium rubrum*, mais la relation qu'il en a publiée est confuse et difficilement utilisable.

J'ai repris l'étude du *Ceramium rubrum* (Pl. VI, fig. 211 à 221).

Le *noyau au repos* de la cellule initiale renferme, dans un enchylème faiblement Feulgen-positif, un grand nombre de petits chromocentres pâles, de forme variable et souvent irrégulière, parfois associés en chaînettes plus ou moins longues (fig. 211 à 213).

En *prophase*, on constate les manifestations liminaires habituelles : augmentation du volume nucléaire, renforcement de l'appareil chro-

matinien dont les éléments deviennent plus épais et plus colorables. Puis les alignements de granules nettement perceptibles deviennent plus nombreux (fig. 214) ; des fusions se produisent par endroits, entre les grains d'un même chapelet, faisant progresser les parties les plus épaisses qui pourtant laissent encore longtemps entre elles des liaisons ténues mais brillamment colorables. Pour autant qu'on peut en juger, il semble bien que chaque chaînette conserve longtemps la même longueur, sans pour cela cesser de s'accroître en épaisseur ; cet épaississement serait donc dû, pendant un temps tout au moins, à un apport de substance néoformée plutôt qu'à une contraction. Vers la fin de la prophase, cette contraction intervient malgré tout et assez intensément pour transformer les chaînettes, dont l'aspect moniliforme est alors presque effacé, en cordons gros et courts de diamètre constant sur toute leur longueur ; pour certains chromosomes, cette contraction n'intervient que très tard et ils se présentent encore très irréguliers à un stade pourtant très proche de la prométaphase (fig. 218). Les dénombrements chromosomiques effectués ont donné des résultats voisins de ceux d'Austin (1956) qui a proposé pour cette espèce n = 34 (fig. 219, où 64 chromosomes sont visibles).

En *métaphase* (fig. 220 et 221), le fuseau se présente comme un organite homogène, dépourvu de formations polaires et entièrement libre dans le cytoplasme.

H. Hassinger-Huizenga (1953) a étudié cytologiquement le *Callithamnion corymbosum,* mais sans apporter de précisions sur le déroulement de la mitose.

Delesséria cées

La seule espèce de cette famille dont la division nucléaire ait fait l'objet d'une description un peu détaillée est *Delesseria sanguinea,* étudiée par N. Svedelius (1911). D'après ce dernier, les chromosomes s'édifient à partir du réseau. Les grains de chromatine deviennent plus épais et plus colorables et se disposent plus ou moins en chaînettes qui, sur certaines images, pourraient faire croire à la présence d'un « spirème » ; mais ce n'est là, selon Svedelius lui-même, qu'une illusion, car ces chaînettes sont séparées et, en se condensant, elles finissent par former les chromosomes. Le fuseau semble libre dans le cytoplasme.

Kylin (1923), s'étant penché sur le même objet, n'a fait que confirmer les résultats de Svedelius ; et dans le même ouvrage, et très brièvement, il indique avoir rencontré chez *Phycodrys rubens* (sous le nom de *Ph. sinuosa*) et *Apoglossum ruscifolium* des mitoses au déroulement identique à celles de *Rhodomela virgata* étudiées auparavant (voir analyse p. 524).

J'ai repris l'étude du *Delesseria sanguinea* (Pl. VII, fig. 222 à 234) et j'ai pu constater que le déroulement des phénomènes prophasiques est tout à fait conforme à la description qu'en a donnée Svedelius ; on pourra en juger en rapprochant les figures 223 à 226 du présent mémoire des figures 41 et 45 du travail de ce dernier. Il y a toutefois désaccord entre cet auteur et les travaux modernes en ce qui concerne le nombre chromosomique ; pour Svedelius, en effet, n = 20, alors

qu'Austin (1956) a proposé n = 31, nombre parfaitement vérifié par les résultats obtenus au cours du présent travail (fig. 227).

Un point important concerne la situation du fuseau métaphasique. Svedelius le représente (sa fig. 45) très nettement libre dans le cytoplasme. J'ai observé, au contraire, dans mes préparations, qu'il pouvait être situé dans un espace nucléaire limpide et bien délimité. Toutefois, à côté d'images indiscutables de cette sorte (fig. 228 et 229), on en rencontre d'autres, plus nombreuses, où l'on constate que, d'une part, et bien que la « cavité nucléaire » conserve des contours régulièrement arrondis, la limite entre suc nucléaire et cytoplasme disparaît à certains endroits (fig. 230, 231, 234) ; et que, d'autre part, le fuseau est souvent plus long que le diamètre de ladite cavité et sort des limites de celle-ci, soit par l'une de ses extrémités, soit par les deux (fig. 230 à 233).

Dasyacées

Seul le genre *Dasya* avait, jusqu'à ce jour, été examiné cytologiquement. T. Rosenberg (1933) s'est limité au dénombrement des chromosomes chez *D. pedicellata* (sous le nom de *D. elegans*) (2 n = ca 40), mais M.A. Westbrook (1935) s'est livrée à des investigations plus étendues ; et si *D. ocellata,* aux noyaux très petits, s'est montré peu favorable, en revanche *D. arbuscula* lui a permis une étude satisfaisante de la mitose.

Au cours de celle-ci, Westbrook a constaté que l'édification des chromosomes s'effectuait un peu différemment du processus observé jusqu'alors par ses devanciers. A partir du très fin réseau contenu dans les noyaux des cellules initiales, se produit une condensation de la chromatine sous la forme de chapelets indéfinis de granules devenant de plus en plus colorables et apparents, si bien qu'on arrive à des aspects de « spirème » ; mais Westbrook précise bien que ce peloton chromatique est en réalité formé de filaments séparés. Ces derniers se contractent de plus en plus et se retrouvent en fin de prophase, à l'état de courtes baguettes, au nombre de quarante environ (tétrasporophytes). En métaphase, le fuseau est libre dans le cytoplasme et — une seule fois seulement — il a été observé des centrosomes à ses pôles.

J'ai moi-même étudié *Heterosiphonia plumosa* (Pl. VII, fig. 240 à 263) qui s'est révélé être un excellent matériel. En effet, les noyaux des cellules initiales sont de grosse taille et, d'autre part, toute la plante est formée de coenocytes qui présentent au plus haut point les avantages liés à cette structure et déjà signalés plus haut (cf. p. 496). Au cours de la *prophase,* l'évolution de l'appareil chromatique se fait d'une façon sensiblement conforme à ce qui a été décrit bien des fois dans la partie originale de ce travail et à ce qu'a observé Westbrook chez *Dasya* ; le lecteur pourra facilement la reconstituer à partir des figures 240 à 243. J'ai trouvé 44 chromosomes dans les cellules d'un individu stérile.

L'étude de l'appareil achromatique nous retiendra un peu plus longuement. On rencontre, en effet, chez cette espèce, des figures de *métaphase* particulièrement instructives (fig. 244 à 253), et l'on peut y constater plusieurs faits.

Tout d'abord, il existe toujours, autour de chaque fuseau méta-

phasique, un espace nucléaire privilégié, occupé par un suc nucléaire limpide et souvent réfringent et d'une étendue beaucoup plus réduite que celle du noyau prophasique correspondant. Dans le cas de grandes cellules âgées à cytoplasme rare, il est limité par un liséré de granules qui semble constituer une membrane (fig. 224) ; mais il n'y a là qu'une apparence ; ces granules ne sont qu'un peu de cytoplasme situé entre le suc nucléaire et les cavités vacuolaires voisines et, dès que le cytoplasme devient plus abondant, il forme une gangue autour de la cavité nucléaire et l'aspect de membrane disparaît. Dans les cellules initiales où le cytoplasme est particulièrement dense, il n'y a plus rien qui rappelle une membrane limitante entre le suc nucléaire limpide et le cytoplasme opaque (fig. 245 à 253).

Ensuite, il est très fréquent que l'axe des fuseaux soit nettement plus court que le diamètre des cavités nucléaires ; de ce fait, leurs extrémités ne viennent pas au contact du cytoplasme périnucléaire et on y constate alors, très régulièrement, la présence d'une accumulation plus ou moins dense de substance sidérophile (fig. 245 à 251). On constate également, et tout aussi régulièrement, que cette substance ne s'y trouve plus si le pôle fusorial correspondant en est venu à toucher le cytoplasme (fig. 248, 250 et 251), phénomène qui se produit surtout dans les métaphases les plus âgées, comme le révèle l'étude minutieuse des longues cellules plurinucléées où se rencontre, d'une extrémité à l'autre, un gradient de précocité dans le déroulement mitotique. Il faut ajouter aussi que, fréquemment, lorsqu'un pôle fusorial touche le cytoplasme périnucléaire, ce dernier apparaît plus dense et plus finement spumeux au point de contact qu'ailleurs.

Profitant, toujours, des excellentes conditions offertes par les grands coenocytes, j'ai pu, chez cette espèce, serrer de plus près qu'il n'est possible de le faire d'ordinaire, le déroulement de l'anaphase et de la télophase.

Les figures 254 à 258, images de divisions-sœurs en anaphase dans le même coenocyte, montrent distinctement que le suc nucléaire résiduel entourant le fuseau se partage en deux au moment de la séparation des chromosomes-fils et que chaque moitié accompagne l'un des stocks chromosomiques. La télophase s'accomplit en plusieurs temps. Tout d'abord (fig. 260), le suc nucléaire entraîné à l'anaphase est occupé par un premier déploiement de l'appareil chromatique, tandis que déjà le nucléole commence à se former. Puis s'individualise une large cavité nucléaire (fig. 261) qui bientôt apparaît limitée par une membrane. Enfin, à partir d'une position excentrique où il est demeuré jusqu'alors, l'appareil chromatique se déploie très progressivement tandis que s'accomplissent des transformations inverses des processus prophasiques (fig. 261 à 263). La lenteur très grande de ce déploiement à travers la cavité nucléaire explique la grande fréquence de noyaux à réseau en calotte (fig. 263).

Rhodomélacées

Jusqu'alors, les renseignements dont on a disposé sur ce groupe sont dus aux publications de S. Yamanouchi, H. Kylin, M.A. Westbrook et plus récemment de M.O.P. Iyengar et M.S. Balakrishnan.

Le mémoire de Yamanouchi sur *Polysiphonia flexicaulis* (1907) renferme la description la plus complète et la mieux illustrée que nous possédions jusqu'à ce jour d'une mitose de Rhodophycée. L'auteur insiste sur deux points importants, la genèse des chromosomes à la prophase et la destinée de formations polaires centrosomoïdes.

Yamanouchi a étudié la mitose à la fois dans les carpospores et les tétraspores en germination et dans les cellules végétatives des gamétophytes et du tétrasporophyte. Partout les processus sont identiques.

Peu avant le début de la prophase, les filaments du réseau nucléaire, jusque là extrêmement fins et porteurs d'un nombre très réduit de petits grains de chromatine, acquièrent une épaisseur plus considérable. Puis, en certains points de ce réseau apparaissent des chapelets de fins granules, en nombre égal à celui des chromosomes ; ce sont là autant de *prochromosomes* qui n'auront plus, pour devenir les chromosomes définitifs, qu'à se condenser et s'épaissir ; ils conserveront d'ailleurs longtemps des prolongements filamenteux à leurs extrémités avant d'atteindre l'état parfait. Cette évolution peut être parfaitement suivie sur les nombreuses figures très précises qui illustrent le mémoire. Toutefois, et comme l'a déjà signalé Westbrook (1935, p. 567), l'une de celles-ci (fig. 27, pl. XXI) prête à discussion ; elle est censée représenter une prophase somatique dans une cellule initiale de plante mâle, mais l'appareil chromatique s'y montre sous l'aspect d'un filament en apparence continu qui rappelle étonnamment certaines images de prophase hétérotypique. Or, dans le texte, à aucun moment l'auteur ne commente ni même ne mentionne cet aspect singulier ; et comme par ailleurs ce dernier est en contradiction avec la description donnée pour le stade correspondant, on est en droit de suspecter une erreur (sans doute dans la composition de la planche ?), si bien qu'il semble préférable de négliger cette figure litigieuse.

Alors que les chromosomes sont en voie de formation, le cytoplasme périnucléaire, jusque là demeuré homogène, s'accumule graduellement de façon plus dense aux pôles du futur fuseau de métaphase et bientôt, au contact de la membrane nucléaire et dans chacune de ces accumulations de « kinoplasme », se différencie un *corps centrosomoïde* (« centrosome-like body ») ; en métaphase, c'est une volumineuse boule de substance protoplasmique homogène, de forme régulière et bien définie, un *corps centrosphéroïde* (« centrosphere-like body ») qui occupe les pôles du fuseau, tandis que la cavité nucléaire, malgré une sensible réduction de volume, reste à contours parfaitement nets par suite de la persistance de la membrane. La mitose est donc intranucléaire. Il faut noter toutefois que cette condition ne se retrouve pas au cours de la première division du noyau zygotique dans le carpogone.

Toute cette description est accompagnée d'une illustration admirable par son abondance et par la clarté et la précision des détails figurés.

Chez une autre espèce, *Polysiphonia nigrescens*, Kylin (1923) s'est borné à indiquer que la mitose se déroulait comme chez *Rhodomela virgata*, dont il donne une description par ailleurs (cf. ci-dessous) ; on peut en déduire qu'elle est extranucléaire et dépourvue de centrosomes.

Le mémoire de Iyengar et Balakrishnan (1950) ne fait pas non plus mention de centrosomes chez *Polysiphonia platycarpa* et spécifie que, chez cette espèce, la mitose est intranucléaire ; pourtant, il faut bien noter qu'à l'encontre de cette affirmation les figures illustrant ce travail, *dans plus de la moitié des cas* (c'est-à-dire les fig. 29, 77, 78,

81 et 90), montrent que le fuseau métaphasique est en réalité libre dans le cytoplasme.

La mitose a été très rapidement décrite chez *Rhodomela virgata* par Kylin (1914) : chromosomes issus de certains grains de chromatine du réseau, qui grossissent alors que le reste de ce dernier s'estompe, fuseau très homogène libre dans le cytoplasme et apparemment dépourvu de formations polaires.

Westbrook (1928, 1935), enfin, examinant *Rhodomela confervoides* (sous le nom de *Rh. subfusca*), *Chondria tenuissima* et *Ch. dasyphylla,* ainsi que *Laurencia pinnatifida,* y trouve que les chromosomes dérivent du réseau chromatique et que régulièrement les fuseaux de métaphase sont libres et dépourvus de formations polaires.

J'ai étudié moi-même *Polysiphonia brodiaei* ainsi que *Laurencia pinnatifida, L. obtusa* et *Rhodomela confervoides.*

En ce qui concerne ces trois dernières espèces, et malgré la beauté et la clarté des images nucléaires qu'elles peuvent fournir, il semble inutile d'exposer ici en détail le déroulement de leur mitose, déjà décrite par Kylin et Westbrook. Mes propres observations ne viennent qu'en confirmation de ces travaux antérieurs et des dénombrements chromosomiques opérés par Austin (1956) sur *Rhodomela confervoides* (n = 32) et *Laurencia pinnatifida* (n = 29). Tout au plus est-il possible ici de noter quelques détails supplémentaires.

Ainsi, chez ces espèces, il est habituel d'observer — cas rare chez les Rhodophycées — une fissuration nette des chromosomes en fin de prophase. Par ailleurs, la persistance du nucléole jusqu'en anaphase semble un processus régulier chez *L. obtusa* ; cet organite, ou plutôt ce qu'il en reste, est abandonné dans le cytoplasme entre les deux stocks-fils se rendant aux pôles et finit par s'y dissoudre. Enfin, j'ai pu observer comme Westbrook, chez *L. pinnatifida,* et extrêmement rarement, des formations polaires sidérophiles qu'on ne peut assimiler à des formations centrosomiennes.

Polysiphonia brodiaei (Pl. VIII, fig. 267 à 282) nous retiendra plus longuement et permettra une utile confrontation avec les conclusions de Yamanouchi.

Quelle que soit la structure du noyau au départ (voir p. 495), aussi bien dans des cellules initiales (fig. 264) que dans d'autres (fig. 265), la prophase commence par un accroissement de chromaticité et l'apparition de centres de condensation de matériel chromatique : les chromocentres y deviennent plus gros et plus colorables, tandis qu'ailleurs les filaments du réseau s'estompent et disparaissent assez tôt pour la plupart. Toutefois, on ne peut prétendre repérer et dénombrer exactement tous ces centres, au moins au début ; certains sont, en effet, de structure composée (fig. 267 et 268), formés manifestement de plusieurs grains de chromatine unis par des trabécules et, dans le fouillis de leur interpénétration, on ne peut assigner à chacun ses limites exactes ; il arrive un moment cependant (fig. 269 et 270) où, après les progrès de la contraction qui doucement conduit les éléments vers l'état de chromosomes, cela devient possible. On peut donc dire que si dans son essence la notion de « prochromosomes » est applicable ici, au sens où l'entendait Yamanouchi, ces éléments n'ont toutefois

pas dès le début de la prophase la précision et la netteté signalées par l'auteur japonais, et qui permettraient de les dénombrer.

Au sein de chaque élément chromatique, les phénomènes anachromasiques progressent ; les trabécules qui, le cas échéant, unissaient plusieurs grains de chromatine se contractent, les granules viennent en contact et fusionnent en un seul qui est très souvent pourvu à ses extrémités de prolongements filamenteux comme l'avait bien observé Yamanouchi. Dès ce moment, on peut effectivement compter 2 n = ca 60. La masse de chromatine représentée par chacun de ces chromosomes en formation ne cesse de s'accroître jusqu'à représenter, dans le chromosome à l'état parfait — et pour autant qu'on puisse en juger par la simple observation — plusieurs fois la quantité présente dans la portion de réseau qui en est l'origine.

Ces phénomènes ont été suivis parfaitement après coloration de Feulgen. Ils sont moins aisément étudiables après l'hématoxyline, mais en revanche cette dernière technique a permis de mettre très nettement en évidence la membrane nucléaire et d'observer qu'elle est présente pendant toute la prophase (fig. 272, 273, 274) mais qu'*elle disparaît en prométaphase* (fig. 275). A l'hématoxyline toujours, j'ai recherché d'autre part avec attention les structures centrosomiennes ou supposées telles ; cette quête a été *entièrement négative :* même dans les cas les plus favorables, je n'ai pu repérer en cours de prophase d'accumulation juxtanucléaire de cytoplasme dense aux régions correspondant aux pôles du futur fuseau, ni à plus forte raison de corps centrosomoïdes y inclus, comme il en a été décrits par Yamanouchi.

La *métaphase* (fig. 276 à 282) s'étudie normalement à l'hématoxyline, mais les colorations au Feulgen après fixation au Benda donnent aussi d'excellents résultats, l'acide osmique du fixateur teignant légèrement fuseau et cytoplasme et assurant de bons contrastes. Au cours de cette étude, on constate que, même indépendamment de la technique utilisée, les images peuvent se rattacher à plusieurs types.

Dans certaines, le fuseau apparaît tel que sur les figures, devenues classiques, de Yamanouchi, c'est-à-dire baignant dans une substance nucléaire limpide en contraste avec le cytoplasme d'alentour, et les extrémités polaires venant au contact de ce cytoplasme (fig. 279 et 281). Mais *un tel cas est loin d'être la règle* ; bien au contraire, on rencontre en tout aussi grand nombre : d'une part des fuseaux toujours « intranucléaires » mais complètement isolés du cytoplasme, et dans ce cas les pôles sont plus ou moins pourvus d'accumulations sidérophiles (fig. 276 et 282) ; d'autre part des fuseaux entièrement libres dans le cytoplasme (fig. 277 et 278).

La discussion de ces différentes figures et leur interprétation seront exposées au chapitre des Considérations générales.

II. — La mitose de type calliblépharidien.

jusqu'à ce jour, c'est seulement chez des genres appartenant à l'ordre des Gigartinales et à celui des Cryptonémiales qu'a été rencontrée la mitose calliblépharidienne.

Examinons-en un certain nombre d'exemples.

1. - *Calliblepharis* (Pl. VIII, fig. 283 à 295, et Pl. IX, fig. 296 à 321).

Ce genre n'avait encore jamais fait l'objet d'une étude caryologique. Dans les sommets végétatifs de *Calliblepharis lanceolata,* les cellules corticales externes sont uninucléées, tandis que les cellules corticales internes contiennent, selon leur taille, de 2 à 5-6 noyaux. Ce nombre s'accroît fortement lorsqu'on passe aux cellules de la partie la plus interne, de plus grande taille et qui en renferment jusqu'à trente.

Ces noyaux ont au repos un diamètre de l'ordre de 3 à 4 μ ; ils présentent un réseau de filaments de chromatine très ténus, supportant un grand nombre de petits chromocentres, et donc d'aspect banal (fig. 283 et 284). La coloration à l'hématoxyline ne fait apparaître que difficilement le réseau, mais en revanche décèle la présence d'un nucléole (fig. 285) passant inaperçu avec la méthode de Feulgen.

Au cours de la *prophase,* l'*édification des chromosomes* se déroule selon un processus dépourvu d'originalité ; la ténuité des éléments ne permet pas d'en suivre les détails, mais l'essentiel se ramène à la disparition du réseau et de certains chromocentres tandis que d'autres grossissent et deviennent des chromosomes, à peu près tous semblables ; dans un pied stérile, j'en ai dénombré de 35 à 40.

Bien plus intéressant, en revanche, se trouve être l'*étirement de la vésicule nucléaire* qui se place au même moment ; le noyau prend la forme d'un fuseau régulier et allongé, tandis que chacun de ses pôles se garnit d'un granule d'une substance très sidérophile mais parfaitement Feulgen-négative.

Ces *granules polaires* méritent d'être décrits en détail. Ils sont constamment extérieurs à la cavité nucléaire, sans jamais cesser, toutefois, d'être en contact intime avec celle-ci. A partir du moment où ils se sont formés, ils semblent subsister pendant toute la durée de la prophase. Leur taille se situe autour du demi-micron (fig. 292 à 296), mais fréquemment ils peuvent, en fin de prophase, atteindre une dimension nettement supérieure (fig. 302 et 303). Le plus souvent sphériques, ils peuvent aussi parfois être piriformes et c'est alors toujours leur extrémité effilée qui assure le contact avec le noyau (fig. 293 et 295). Dans certains cas enfin, et tout particulièrement dans les prophases âgées, il correspond à chaque pôle, non plus un, mais deux de ces granules placés côte à côte, soit parallèlement (fig. 299 et 300), soit à la suite l'un de l'autre, et très souvent alors le grain distal est de plus grosse taille (fig. 297 et 298). Il faut toutefois noter

que ces granules peuvent manquer (fig. 291) et que parfois ils sont, dans une même figure, de taille inégale (fig. 293).

L'origine de ces granules est encore obscure. Certains de leurs traits les plus courants amènent à penser qu'ils pourraient être des centrosomes et, comme tels, dériver d'un granule unique anté-prophasique qui, se divisant, fournirait deux granules-fils ; ceux-ci, dans une migration vers des pôles opposés, entraîneraient la membrane nucléaire et seraient responsables de l'étirement calliblépharidien. Cette intéressante hypothèse sera reprise et discutée plus longuement par la suite ; il suffit de signaler ici les principaux faits qui militent en sa faveur ou bien l'infirment.

J'ai bien rencontré, au cours d'une étude très attentive des préparations les plus favorables, quelques figures qui appuieraient cette manière de voir, comme des fuseaux excentrés (fig. 289 et 290) réalisant une phase du processus d'étirement en cours sous la traction des centrosomes (?), ainsi que des noyaux sphériques (ou lenticulaires) et encore apparemment en repos mais portant en un point un granule sidérophile accolé (fig. 287 et 288) pouvant être considéré comme le granule-père de ces mêmes centrosomes. Toutefois, je dois dire que je n'ai pu observer le stade intermédiaire montrant une division du centrosome fraîchement achevée et les deux granules-fils encore très proches et que, par ailleurs, les images correspondant aux figures 287 à 290 sont *extrêmement rares*, même dans des sommets végétatifs très riches en mitoses.

La *prométaphase* a pu être étudiée de façon particulièrement détaillée. Elle montre la migration des chromosomes, définitivement constitués, vers la région équatoriale de la cavité nucléaire (fig. 300 à 304) ; le nucléole est encore persistant à ce stade. Pendant tout ce mouvement, on peut observer la disparition de la membrane nucléaire, la naissance du fuseau et l'évolution des granules polaires.

Dans un premier temps et sans tout d'abord que le volume nucléaire se soit sensiblement modifié, la membrane nucléaire se dissout (fig. 304), mais le suc nucléaire reste encore distinct du cytoplasme environnant, comme le montre le matériel fixé au Mevès ou au Helly et pas trop régressé (fig. 300 à 303).

Le fuseau apparaît ensuite, entre les chromosomes encore plus ou moins épars dans la zone équatoriale et les granules polaires demeurés en place, sous la forme d'un organite légèrement plus sidérophile que le cytoplasme environnant, homogène ou bien fibrilleux (fig. 305). Ce fuseau est tout d'abord élancé et à extrémités aiguës (fig. 305 à 308) mais graduellement il devient plus trapu tandis que ses pôles se tronquent (fig. 309 à 312). Il est aisé de suivre cette évolution en s'adressant à des coenocytes où, comme il a déjà été dit, l'âge des mitoses des différents noyaux est légèrement décalé d'une extrémité à l'autre de la cellule.

Les granules polaires se sont profondément modifiés pendant ce temps. En fin de prophase, ils avaient une forme régulière et des contours très nets, mais ils deviennent d'un dessin moins assuré lorsqu'apparaît le fuseau ; leurs bords semblent s'estomper, en même temps qu'ils se déforment et s'élargissent pour constituer une calotte plus ou moins irrégulière coiffant chaque pôle (fig. 305 à 307) ; et

comme à partir de ce moment les pôles fusoriaux eux-mêmes s'élargissent, les dépôts sidérophiles suivent la même évolution et peu à peu se transforment en un ensemble de granules intensément colorables, le plus souvent jointifs, recouvrant les sortes de plateaux que tendent à constituer les pôles à ce moment (fig. 308 à 312).

La *métaphase* est installée lorsque les chromosomes ont achevé de se disposer en plaque équatoriale (fig. 313 et 314) ; au sein de celle-ci, ils ne peuvent être distingués isolément tant ils sont fortement tassés les uns contre les autres. Le fuseau est en principe homogène, sauf dans certains cas, fréquents il est vrai, où il présente des traînées longitudinales sidérophiles, parfois fortement appuyées, qui relient d'une façon plus ou moins complète la plaque métaphasique à l'un ou l'autre des pôles, où elles paraissent en continuité avec les dépôts polaires (fig. 313 et 314). Ces traînées existaient déjà en prométaphase (fig. 305 à 307, 309 et 310, 312) et se retrouvent encore parfois en anaphase (fig. 315).

En *anaphase,* la séparation des chromosomes-fils et leur montée aux pôles est simultanée (fig. 315 à 319). Au début, une pièce fusoriale intermédiaire est parfaitement visible entre les deux stock-fils (fig. 316 et 318), mais ensuite l'espace est envahi par le cytoplasme et il n'en subsiste plus que des tractus longuement étirés (fig. 317 et 319), qui finissent par disparaître. Les parties distales du fuseau, le plus souvent débarrassées plus ou moins complètement des dépôts polaires métaphasiques, sont entraînées presque intactes, au moins au début, avec les lots de chromosomes-fils (fig. 318), et accompagnent ceux-ci (fig. 317 et 319) jusqu'en télophase, où alors on perd leur trace.

Les *télophases,* d'ailleurs, sont petites et peu aisément déchiffrables (fig. 320 et 321) ; il semble toutefois que la catachromase s'y déroule bien selon un processus inverse de la prophase, mais avec une lenteur qu'on ne rencontre pas fréquemment chez les Floridées ; les noyaux-fils ont, en effet, repris déjà une forme et une taille presque normales alors que les chromosomes sont encore pratiquement inchangés.

Dans la très grande majorité des cas, il est évident que la membrane nucléaire disparaît en prométaphase, et les fuseaux métaphasiques sont entièrement libres dans le cytoplasme. Toutefois, il est des cas — très rares — où le fuseau paraît compris dans une aire distincte du voisinage, aire soit homogène (fig. 315), soit spumeuse (fig. 316), et dont la surface de contact avec le cytoplasme environnant peut devenir un lieu de dépôt de substance (fig. 315) ; de telles figures ne semblent exister que lorsque le cytoplasme environnant est particulièrement dense.

Des conditions identiques se retrouvent dans l'espèce voisine *C. ciliata.*

2. - *Gigartina* (Pl. IX, fig. 322 à 329, et Pl. X, fig. 330 à 332).

La seule étude caryologique dont on dispose jusqu'à présent concerne G. *stellata* et est due à K.M. Drew (1949). Cet auteur a pu observer différentes phases de la mitose au cours de la première division des carpospores en germination et figure, sans les commenter, une anaphase, une métaphase et une prométaphase ; le nombre des chromosomes serait compris entre 15 et 20.

J'ai personnellement examiné *G. stellata* et *G. acicularis* sans trouver, au point de vue du déroulement de la mitose, de différences sensibles entre les deux espèces. Les cellules allongées de la partie médullaire, coenocytiques, se sont révélées être un bon matériel pour cette étude, bien que les cinèses y soient peu fréquentes.

La division nucléaire est calliblépharidienne et ses caractères sont très proches de ceux rencontrés chez *Calliblepharis* ; aussi se contentera-t-on ici de souligner les points les plus intéressants.

La *prophase* (fig. 323 à 326, et fig. 329 à 331) est en fuseau très étiré et pourvu en principe, à chaque extrémité, d'un grain polaire presque toujours piriforme et volumineux, et qui fréquemment se dédouble en fin de prophase (fig. 326). En *métaphase* (fig. 327 et 332), le fuseau est trapu et abondamment garni à ses pôles d'amas sidérophiles qui disparaissent, en règle générale, avant l'anaphase. Les *télophases* présentent, comme chez *Calliblepharis*, un très notable retard dans la catachromase.

Les tentatives de dénombrements chromosomiques n'ont donné que des résultats encore peu sûrs ; les chromosomes sont en effet nombreux dans un petit espace et de plus beaucoup d'entre eux sont de petite taille, si bien qu'il faut s'attendre à ce que certains passent inaperçus, cachés par leurs semblables ou par le nucléole qui ne disparaît que très tard ; dans les conditions les moins mauvaises, j'ai pu compter 32 granules en fin de prophase dans un pied stérile de *G. pistillata*.

Une observation très intéressante a pu être faite à plusieurs reprises dans certaines cellules médullaires en voie de croissance et dont une extrémité possède un cytoplasme plus dense et sans doute physiologiquement plus actif que l'autre ; un tel cas est fréquent dans les points végétatifs et, à chaque fois que s'y rencontre un noyau en prophase, on constate que les granules polaires sont particulièrement développés aux pôles nucléaires en contact avec ce cytoplasme dense, ou simplement tournés vers celui-ci, tandis que les autres pôles ne présentent que des granules plus petits ou même en sont complètement dépourvus. Les figures 330 et 331 illustrent particulièrement bien cette situation.

3. - *Chondrus* (Pl. X, fig. 333 à 337).

Chez *Chondrus crispus*, comme chez les *Gigartina*, la mitose a été étudiée dans les coenocytes de grande taille de la partie médullaire, dans des jeunes pieds encore stériles.

La *prophase*, de type calliblépharidien, débute comme dans les espèces précédemment examinées (fig. 334 et 335), mais ensuite la cavité nucléaire diminue de diamètre au point de devenir aciculaire ; son volume, très réduit, est presque entièrement occupé par les chromosomes et ceux-ci sont incomptables à ce moment (fig. 336). De telles fins de prophases, calliblépharidiennes jusqu'à la caricature, seraient impossibles à interpréter en l'absence de leur contexte. En *métaphase* (fig. 337), le fuseau est presque toujours subcylindrique ; les *télophases* sont sans intérêt par suite de leur très petite taille.

Les structures polaires sont toujours présentes en prophase, semble-t-il, et de forme caractéristique. Mais dans cette espèce, au moins, elles sont d'une substance très sensible à la différenciation et, au cours de la régression qui suit leur coloration par l'hématoxyline, elles se décolorent dès que cette régression est un peu poussée et prennent alors nettement le colorant de fond (vert lumière) ; le comportement est identique, qu'il s'agisse de granules prophasiques ou de dépôts polaires métaphasiques, et en outre identique à celui du nucléole.

4. - *Phyllophora* (Pl. X, fig. 338 à 342).

La contribution très sommaire de Claussen (1929) relative à *Ph. brodiaei* ne permet pas de se faire une idée précise du noyau au repos et de la mitose chez ce genre.

J'ai étudié surtout *Ph. epiphylla,* où les cellules corticales internes, plurinucléées, présentent dans les points végétatifs à la fois des mitoses en nombre suffisant et des noyaux d'une taille convenable (3 μ).

On pourra, sur les figures 338 à 342, suivre l'essentiel du déroulement de la mitose, à prophase calliblépharidienne indiscutable ; on notera la persistance (fréquente) de matériel polaire sidérophile jusqu'en anaphase jeune (fig. 342).

Des traits identiques se retrouvent chez *Ph. membranifolia.*

5 . - *Cystoclonium* (Pl. X, fig. 343 et 344).

C. purpureum a été assez brièvement décrit, au point de vue caryologique, par H. Kylin (1923, sous le nom de *C. purpurascens*) qui y a reconnu un noyau très fourni en petits grains de chromatine ; quant à la mitose, elle se déroulerait très sensiblement comme celle de *Rhodomela virgata,* à la description de laquelle il renvoie le lecteur (Kylin, 1914) ; au cours de la prophase, en particulier, le réseau chromatique disparaîtrait çà et là pendant que certains chromocentres, en grossissant, constitueraient les chromosomes, au nombre de 20 dans le gamétophyte.

L'étude que j'ai pu faire moi-même de cette même espèce est beaucoup trop sommaire pour pouvoir en décrire complètement le cycle mitotique. J'ai seulement pu constater que les noyaux quiescents (fig. 343) ont une structure correspondant bien à ce qu'en dit Kylin, et qu'en outre la prophase est sans ambiguïté de type calliblépharidien (fig. 344).

6. - *Solieria* (Pl. X, fig. 345 à 347).

Chez *Solieria chordalis,* la caryocinèse est à caractère calliblépharidien marqué comme le montrent les figures de prophase (fig. 345 et 346). En *métaphase,* le fuseau est strié finement et les dépôts sidérophiles polaires sont plutôt rares, en général présents sous la forme de petits grains clairsemés (fig. 347).

7. - *Dilsea* (Pl. X, fig. 348 à 354).

D. carnosa n'avait encore fait l'objet d'aucune étude caryologique.

La fronde est d'une assez grande complexité anatomique mais, malgré la diversité de tailles et de formes des cellules, le noyau somatique reste assez constant en taille (3 à 5 µ) et en structure, montrant toujours un nucléole et un réseau à chromocentres (fig. 348).

La *prophase,* là encore calliblépharidienne, montre une élaboration progressive des chromosomes à partir du réseau, selon un processus sans originalité : disparition progressive des filaments du réseau, qui sont absorbés par les chromocentres qui deviennent plus apparents dès le début de la prophase ; il est facile de constater, en outre, que les granules polaires sont régulièrement présents et ne cessent de grossir pendant toute la prophase (fig. 349 à 351). Parfois, des figures montrent, rayonnant à partir des pôles nucléaires, des cordons qui vont se perdre ailleurs dans la cellule (fig. 351) ; une étude attentive prouve qu'on est là en présence, non pas de rayons astériens, mais de simples trabécules de cytoplasme soutenant le noyau en position centrale, à la manière de haubans, au sein d'une cavité cellulaire encombrée de vacuoles. En prophase très avancée, j'ai pu compter 26 chromosomes dans un gamétophyte (fig. 351), et 50 chromosomes dans le tétrasporophyte (fig. 352).

Métaphase (fig. 353) et *anaphase* (fig. 354) ne présentent aucun caractère original ; le fuseau est nettement libre dans le cytoplasme.

8. - *Gloiosiphonia* (Pl. X, fig. 355 à 359).

Gloiosiphonia capillaris se révèle être un matériel très peu favorable à une étude caryologique : cellules toutes uninucléées à petit noyau (2 µ), tissus de manipulation histologique délicate, mitoses présentes seulement dans des cellules encombrées d'un plaste volumineux qui rend la différenciation pleine d'aléas.

Malgré le peu de valeur des images obtenues, j'ai tenu malgré tout à en fournir des figures car celles-ci (fig. 356 à 359) prouvent que la division est bien du type calliblépharidien. Les prophases montrent toutes une vésicule nucléaire étirée en fuseau ; la présence de granules polaires, effective dans certains cas (fig. 359), est indécelable dans d'autres (fig. 356), tandis qu'assez souvent des cordons rayonnent à partir des pôles nucléaires ; dans ce dernier cas, tout comme chez *Dilsea,* c'est bien à des trabécules cytoplasmiques qu'on a affaire, et non à des fibres astériennes.

Ici décrite en plus ou moins grand détail chez huit genres de Floridées, cette *mitose calliblépharidienne* a en outre été retrouvée, tout aussi typique, chez *Halarachnion* (*H. ligulatum*), ainsi que chez *Polyides* (*P. rotundus*), bien que, dans leur étude caryologique de cette dernière espèce, ni Kylin (1923) ni Rao (1956) n'en fassent mention.

Elle est ainsi dès maintenant connue chez dix genres, dont sept

appartiennent à l'ordre des Gigartinales (*Calliblepharis, Gigartina, Chondrus, Phyllophora, Cystoclonium, Halarachnion, Solieria*) et trois à celui des Cryptonémiales (*Gloiosiphonia, Polyides* et *Dilsea*).

Ce trait est constant dans une même espèce et aussi, comme le montre l'étude des *Calliblepharis,* des *Gigartina* et des *Phyllophora,* dans les différentes espèces d'un même genre ; c'est donc un caractère suffisamment stable pour qu'il soit susceptible d'une utilisation en systématique.

CHAPITRE III

Les divisions nucléaires dans les sporocystes

A la suite de Vuillemin, l'école française a préféré, pour les Thallophytes, le terme de *sporocyste* à celui de sporange, utilisé précédemment et réservé désormais pour désigner un organe complexe, formé de plusieurs cellules dont une partie seulement se transforme en spores, et qui ne se rencontre que chez les Cormophytes.

Un sporocyste est formé par une seule cellule dont tout le contenu se résout en une ou plusieurs spores libérées à l'extérieur par une déchirure de la paroi. Cette définition nous permet d'exclure déjà un certain nombre d'organes de propagation qui ne libèrent pas leur contenu mais se détachent de la plante-mère à la manière de boutures en entraînant leurs membranes squelettiques ; ainsi sont les « monospores » du *Neomonospora pedicellata* — dont il faut sans doute rapprocher les énigmatiques pseudospores décrites par Schiffner (1931) — et les seirospores des *Seirospora* et de *Dohrniella neapolitana* (G. Feldmann, 1940).

Les sporocystes véritables sont représentés, chez les Floridées, par des organes groupés en plusieurs catégories.

Les *tétrasporocystes,* les plus connus, sont portés en principe par des tétrasporophytes et leur contenu, subissant deux divisions successives, fournit quatre spores (*tétraspores*), d'où leur nom. D'autres sporocystes, de situation à peu près équivalente, ne se divisent qu'une seule fois, fournissant seulement deux spores appelées *dispores* ; ce sont des *disporocystes.* D'autres enfin, les *polysporocystes,* subissant plus de deux divisions, produisent de multiples spores (*polyspores*).

Certaines catégories de sporocystes, dont le contenu ne subit aucune division, libèrent celui-ci sous la forme d'une seule spore. Tels sont les *monosporocystes* et les *parasporocystes,* produisant respectivement les monospores et les paraspores.

Les *carposporocystes,* invariablement portés par un carposporophyte issu d'une fécondation et développé en parasite sur le gamétophyte femelle, ont également un contenu qui ne se divise pas et constitue une *carpospore.* C'est là le cas très général. Mais, cependant, chez quelques espèces appartenant toutes à l'ordre des Némalionales, le carposporocyste subit, au contraire, deux divisions aboutissant à la

formation de quatre spores très comparables à des tétraspores ; on a nommé ces dernières carpotétraspores, et *carpotétrasporocystes* les organes qui les élaborent.

Les parasporocystes et les monosporocystes, ainsi d'ailleurs que les carposporocystes du type courant, ne présentant pas de division de leur contenu, n'ont pas lieu d'être examinés ici au point de vue nucléaire. Il est admis couramment que les spores qu'ils produisent renferment le même nombre de chromosomes que les cellules des filaments qui les supportent ; cela a d'ailleurs été prouvé par K.M. Drew (1939) pour les parasporocystes de *Plumaria elegans* qui sont notamment portés par des individus spéciaux, triploïdes.

Le cas particulièrement intéressant des carpotétrasporocystes sera discuté dans le dernier chapitre de ce travail ; il est malheureusement actuellement impossible de rien préciser au sujet des cinèses qui s'y déroulent, aucune des espèces qui en sont pourvues n'ayant encore fait l'objet d'une étude cytologique.

Les *sporocystes sont souvent le lieu d'une méiose,* ainsi que l'ont montré beaucoup d'études cytologiques relatives à ces organes.

En ce qui concerne les Floridées, Yamanouchi (1906) a été le premier à prouver, chez *Polysiphonia,* que ce phénomène s'accomplissait dans des tétrasporocystes et, par la suite, ce résultat a été confirmé chez un certain nombre d'autres genres. D'autres travaux ont, en outre, montré que la méiose pouvait aussi se rencontrer dans les polysporocystes ou les disporocystes que possèdent certaines espèces (K.M. Drew, 1937 ; S. Suneson, 1950).

Toutes ces données positives ne permettent cependant pas de généraliser ; on doit au contraire admettre que, dans certains cas, les sporocystes, s'ils se divisent, ne le font que d'une façon équationnelle ; il en serait ainsi, selon les auteurs, pour les sporocystes d'espèces chez lesquelles les gamétophytes sont inexistants, cette condition supprimant la possibilité d'une fécondation et d'un cycle asexué ; et la démonstration cytologique en a même été fournie dans quelques cas, comme on le verra plus loin.

La *méiose, ou réduction chromatique,* phénomène cytologique par lequel le nombre des chromosomes se trouve ramené de 2 n à n, est en réalité un phénomène compliqué qui s'accomplit au cours de deux divisions nucléaires successives présentant des figures cytologiques d'une grande complexité. Il ne peut être question, ici, de les décrire, et le lecteur trouvera des exposés de cette question dans les traités classiques de cytologie (E.B. Wilson, 1925 ; A. Guilliermond, G. Mangenot et L. Plantefol, 1933 ; L.W. Sharp, 1934 et 1943 ; P. Dangeard, 1947 ; G. Tischler, 1951 ; E.D.P. De Robertis, W.W. Nowinsky et F.A. Saez, 1954 ; M.M. Rhoades, 1961).

Certains de ces exposés, toutefois, de par leur caractère volontairement concis et synthétique imposé par les nécessités didactiques, pourraient laisser croire que le déroulement de la méiose est invariable et que, d'autre part, les détails nous en sont parfaitement connus.

Il n'en est rien.

Tout d'abord, on ne peut dire que la méiose s'effectue toujours

de la même manière chez toutes les espèces animales et végétales. Deux exemples, parmi de nombreux autres, suffiront à le montrer.

Ainsi, l'intercinèse qui sépare les deux divisions, et qui est ordinairement évidente, manque chez certaines espèces ; les chromosomes issus de l'anaphase I se disposent immédiatement en plaque métaphasique de division II de telle sorte que, non seulement l'intercinèse, mais aussi la télophase I et la prophase II se trouvent supprimées.

Une autre modification du déroulement habituel est le curieux phénomène correspondant au « diffuse-stage » des auteurs anglo-saxons et que j'ai moi-même proposé (F. Magne, 1956) de nommer syncope prophasique, ou mieux encore *syncope chromatique*. Celle-ci se place à peu près au milieu de la prophase hétérotypique qui caractérise la première division. La condensation anachromatique, en constant progrès depuis le leptotène, cesse brusquement puis régresse ; les bivalents, déjà bien constitués à ce moment, perdent leur colorabilité tandis que leur forme s'altère et l'appareil chromatinien revient à un état voisin de celui du noyau au repos ; puis, après un temps souvent très long passé ainsi, les édifices chromatiques se reconstituent pour se retrouver en diacinèse sans avoir perdu un seul de leurs caractères.

On ne peut, non plus, prétendre connaître parfaitement le phénomène de la méiose. Cette connaissance est en effet basée sur des images cytologiques d'une interprétation très délicate, et bien des détails ne sont intelligibles qu'à la lumière de considérations théoriques. Il s'ensuit que souvent les explications proposées découlent de théories plutôt que de la stricte observation des faits et varient de ce fait avec leurs auteurs.

Le plus fréquemment, les désaccords sont relatifs à l'interprétation de stades de la prophase hétérotypique.

Ainsi, l'affaissement des anses chromatiques (synizesis) au leptotène et au pachytène est regardé, tantôt comme un trait inhérent au processus méiotique, tantôt comme un artefact de fixation.

De même, le déroulement général de la prophase hétérotypique, tel qu'il est décrit ordinairement, n'est pas accepté par tous. L'opinion la plus répandue veut que les chromosomes se disposent par paires dès le zygotène et demeurent ensuite jumelés jusqu'en métaphase, non sans avoir tenté de se séparer de leur conjoint au cours du diplotène. L'école française moderne (A. Eichhorn, 1950 et 1952 ; J. Vazart, 1951 ; M. Cheignon, 1962, etc.) propose une explication différente. Pour elle, les filaments de chromatine présents dans la cavité nucléaire au leptotène seraient, non pas des chromosomes, mais des chromatides ; celles-ci, en s'accouplant au zygotène, fourniraient les chromosomes qui à leur tour s'apparieraient, mais à la fin du pachytène seulement ; ainsi les figures de strepsinema indiqueraient-elles, non pas une tendance des chromosomes à se séparer, mais bien plutôt un rapprochement de ceux-ci dans chaque bivalent. Selon cette théorie, en outre, les figures de synizesis ne seraient pas des artefacts, mais correspondraient à des stades véritables qui auraient pour effet de rapprocher les uns des autres les éléments destinés à s'apparier.

Cette interprétation — qu'il n'est pas question d'exposer plus longuement ni de discuter ici — se heurte à des objections sérieuses ; en revanche, elle apporte une explication cohérente de plusieurs

détails, et notamment des aspects de synizesis. Nous verrons plus loin qu'elle n'est pas infirmée par ce qu'on peut observer chez les Rhodophycées.

L'objectif de ce chapitre consiste dans l'examen des données — tant bibliographiques qu'originales — dont on peut actuellement faire état relativement à la division nucléaire dans les sporocystes. Ainsi seront examinés successivement les tétrasporocystes, les polysporocystes et les disporocystes ; le cas des carpotétrasporocystes sera laissé de côté, aucune information cytologique n'ayant encore été apportée sur ces organes si intéressants.

Nous savons, d'après les travaux antérieurs, que suivant les cas ces différents organes peuvent être, ou n'être pas, le lieu de la méiose. Il sera donc nécessaire de préciser ce point d'intérêt capital chaque fois que ce sera possible. Il faudra aussi déterminer dans quelle mesure le déroulement des phénomènes nucléaires, en cas de méiose, est identique au cas général et, en l'absence de réduction chromatique, quels sont les caractères des cinèses qui s'y accomplissent.

I. — Les divisions nucléaires dans les tétrasporocystes.

Les tétrasporocystes sont, de tous les sporocystes rencontrés chez les Floridées, ceux qui, jusqu'à présent, ont le plus retenu l'attention.

Ils sont portés, en principe, par des tétrasporophytes, qui sont normalement diploïdes et distincts des gamétophytes. Toutefois, il existe à cette règle des exceptions ; c'est ainsi que chez plusieurs espèces on peut rencontrer, à l'état exceptionnel ou non, des tétrasporocystes portés par des gamétophytes dont on ne sait s'ils sont haploïdes, comme les gamétophytes normaux, ou bien diploïdes comme des tétrasporophytes ; en outre, et sur la foi des travaux de H. Kylin (1916 b) et de N. Svedelius (1933), J. Feldmann (1952) a admis que les tétrasporophytes des Bonnemaisoniacées devaient être haploïdes, mais les dernières recherches caryologiques (Magne, 1960 a, et *supra*, p. 518) montrent que ceux-ci sont diploïdes.

Sur la morphologie de ces organes et les différentes catégories qu'on y peut distinguer d'après le mode de division, ainsi que sur leur disposition anatomique, il ne sera rien dit ici ; le lecteur pourra très facilement trouver, sur ces points qui sont en marge du présent travail, de très nombreux renseignements dans les ouvrages généraux (F.E. Fritsch, 1945 ; K.M. Drew in Smith, 1951 ; H. Kylin, 1956 ; M. Chadefaud, 1960).

L'*évolution cytologique des tétrasporocystes* nous retiendra davantage.

Au point de vue cytoplasmique, on observe dans l'organe en développement un accroissement considérable de taille qui s'accomplit le plus souvent parallèlement à un grandissement — peut-être corrélatif — du noyau et, dans la plupart des cas, avant la division du contenu en spores.

En même temps, surviennent de profondes modifications. Les plastes se multiplient pendant que s'accumulent des substances de réserve qui peu à peu se substituent à un ensemble important de vacuoles. Ces réserves sont représentées par quelques globules lipidiques (Magne, 1958) et surtout par de l'amidon floridéen.

La plupart des auteurs ont, en outre, signalé la présence dans le cytoplasme, pendant la seconde fraction de la prophase de première division, d'inclusions sidérophiles compactes (« substance chromidiale ») souvent volumineuses, qui disparaissent par la suite. Mes propres recherches sur ce point, bien que demeurées assez sommaires, m'ont montré que, dans tous les cas examinés, ces inclusions n'avaient aucun rapport direct avec la chromatine ni la substance nucléolaire auxquelles on les a parfois assimilées ; elles sont parfaitement Feulgen-négatives et ne renferment pas de ribonucléoprotéines, alors qu'au même moment le cytoplasme environnant en est très abondamment chargé. Le nature exacte de ces inclusions demeure encore une énigme.

Au point de vue nucléaire, les tétrasporocystes jeunes sont en règle très générale uninucléés, même si toutes les cellules de la plante qui les porte sont plurinucléées ; les affirmations de Heydrich (1901 et 1902), qui aurait rencontré des tétrasporocystes d'emblée plurinucléés chez *Polysiphonia* et chez *Fauchea,* ne sauraient, selon Yamanouchi (1907), être retenues. Svedelius a, cependant, décrit des cas indubitables de sporocystes initialement plurinucléés chez *Martensia* (1908), puis chez *Nitophyllum punctatum* où il a pu en faire une étude détaillée (1914 a) : de tels tétrasporocystes reviennent à l'état uninucléé avant que la première division se soit achevée et rentrent dans le cas habituel.

Les tétrasporocystes sont le siège de deux divisions nucléaires successives. Les conditions sont donc propices à la présence d'une méiose ; très souvent c'est le cas en effet ; mais il faut s'attendre aussi à ce que ce phénomène soit absent, comme cela est supposé et même dans certains cas démontré pour nombre d'espèces où les gamétophytes sont inconnus et où le cycle est privé de sexualité.

Dans la revue qui va suivre, il sera procédé, comme dans l'exposé de la mitose, à la séparation entre espèces à division de type normal et espèces à division de type calliblépharidien.

A. - LES CINÈSES DANS LES ESPÈCES A DIVISION DE TYPE NORMAL.

La littérature scientifique n'apporte rien qui soit relatit à la division dans les tétrasporocystes des Acrochaetiales.

Il en est de même pour les Bonnemaisoniales ; ce n'est que depuis J. et G. Feldmann (1942) que les tétrasporophytes y sont connus et aucun travail cytologique ne leur a encore été consacré. La seule plante de la flore française qui paraisse adéquate pour ce genre d'étude est le *Falkenbergia rufolanosa* ; je n'ai malheureusement pas pu le rencontrer fructifié.

Chez les Gélidiales, j'ai déjà annoncé (Magne, 1956) l'existence

d'une syncope chromatique. Les études ultérieures de différentes espèces de *Gelidium* n'ont fait que confirmer cette donnée ; mais, par suite de leur très petite taille et d'une très faible chromaticité, les images nucléaires obtenues n'ont pas été jugées dignes d'être reproduites, bien qu'elle s'interprètent fort bien à la lumière des observations réalisées chez d'autres espèces : les divisions nucléaires dans les sporocystes n'en sont pas différentes.

En ce qui concerne les autres ordres de Floridées, la matière, abondante, a rendu nécessaire pour l'exposé l'emploi des divisions systématiques en ordres, et en familles pour l'ordre des Céramiales. En outre, il a paru indiqué de commencer par ce dernier, qui est de beaucoup le mieux connu et où la qualité des images de divisions permet de bien suivre le déroulement de celles-ci.

Céramiales

Rhodomélacées

I. - *Polysiphonia.*

a) *Connaissances antérieures.*

Ce genre, étudié cytologiquement en 1907 par S. Yamanouchi sur *P. flexicaulis* (sous le nom de *P. violacea*), est devenu depuis cette date un exemple-type très souvent cité. C'était la première fois, en effet, que la réduction chromatique était localisée avec précision dans le cycle des Rhodophycées. Yamanouchi démontra qu'elle avait lieu au moment de la formation des tétraspores, en s'appuyant sur toute une série de dénombrements chromosomiques et sur une étude minutieuse du déroulement des divisions I et II, et en particulier de la prophase I qui est hétérotypique.

Lorsque débute celle-ci, le réseau chromocentrique du noyau du très jeune tétrasporocyste se transforme progressivement en un peloton de filaments, noueux par endroits et dont on ne voit pas les extrémités ; l'auteur en déduit qu'on a affaire à un seul filament très long, un *spirème.* Peu après le diamètre du filament s'égalise, puis les anses que décrit celui-ci montrent des signes évidents de disposition parallèle sur certaines longueurs. Ensuite, l'ensemble du peloton se contracte, les anses se rassemblent d'un côté de la cavité nucléaire ; les portions qui sont à ce moment optiquement déchiffrables montrent des filaments jumelés apparemment torsadés par endroits et même parfois fusionnés sur une partie de leur parcours. Lorsque, la contraction ayant pris fin, les anses chromatiques réoccupent la cavité nucléaire, on y voit très nettement par endroits des signes de fissuration longitudinale. C'est à ce moment, selon Yamanouchi, que le spirème se scinde transversalement pour former les chromosomes. Ceux-ci apparaissent comme des figures en forme de V, de L, de X, puis ils se raccourcissent fortement et on peut les compter ; il y en a 20, en forme de gros granules de chromatine à structure double. Ils se disposent en plaque équatoriale puis, dans chaque paire, chaque chromosome se clive longitudinalement, si bien qu'il en résulte environ 80 chromosomes-fils qui se répartissent en deux lots se dirigeant vers les pôles du fuseau.

Mais la seconde division s'amorce aussitôt. Avant même que les chromosomes de l'anaphase I soient parvenus aux pôles, le fuseau de première division s'évanouit tandis que les fuseaux de division II apparaissent autour d'eux, et chaque lot chromosomique se mue en plaque équatoriale de métaphase II.

Toute cette évolution s'effectue à l'intérieur de la cavité nucléaire primitive, dont la membrane subsiste jusqu'en fin de division II. En métaphase I, le fuseau entre en contact avec cette dernière en deux points où se trouvent des corps centrosomoïdes très colorables ; en métaphase II, les deux fuseaux-frères coexistent dans la cavité jusqu'alors inchangée et, au cours de l'anaphase suivante, quatre groupes distincts de chromosomes-petits-fils viennent se plaquer contre la membrane nucléaire qui, à partir de ces endroits, se dilate en quatre lobes qu'occupent les quatre groupes de chromosomes en voie de télophase. La membrane se rompt enfin entre ces lobes et le cytoplasme, s'insinuant par les brèches, divise la cavité nucléaire en quatre parties ; peu de temps auparavant, le volumineux nucléole s'est fragmenté et les débris se sont répartis entre les quatre noyaux petits-fils.

La description de Yamanouchi, ci-dessus résumée, fait état de particularités remarquables telles que la disjonction des chromosomes-petits-fils dès la métaphase I, le défaut de télophase I et d'intercinèse, enfin la persistance de la membrane nucléaire jusqu'en fin de division II.

Celles-ci n'ont pas été retrouvées chez d'autres espèces. Notamment, M.O.P. Iyengar et M.S. Balakrishnan (1950), examinant *Polysiphonia platycarpa,* ont observé des phénomènes nucléaires semblables, au contraire, à ceux qu'on rencontre le plus couramment chez les Floridées.

Selon ces auteurs, en effet, la prophase I débute par des stades où l'appareil chromatinien, à l'état filamenteux, montre bientôt des signes d'appariement, puis d'épaississement ; après un tassement (synizesis), il reprend l'aspect d'un réseau tandis que cavité nucléaire et nucléole subissent un très fort accroissement ; les chromosomes réapparaissent ensuite, en diacinèse, sous la forme de 26 bivalents trapus. La membrane nucléaire, selon ces auteurs toujours, persiste pendant la métaphase ; la division I s'achève normalement, si bien qu'existe une intercinèse typique avec deux noyaux-fils reconstitués et normaux. La division II ne présente aucune particularité notable.

b) *Observations personnelles* (Pl. XI, fig. 360 à 378).

J'ai repris l'étude de ce genre sur *P. elongata* et surtout *P. brodiaei* ; seule cette dernière espèce fera l'objet de la description qui va suivre (fig. 360 à 378).

Il est impossible, dans ce matériel, de distinguer les noyaux des sporocystes jeunes de ceux des cellules végétatives qui les entourent, avant que commence la prophase I.

Le stade le plus précoce qui ait pu être rencontré montre un noyau de grosse taille (8 μ) à petit nucléole et dans lequel l'appareil chromatinien est à l'état de fins filaments moniliformes dont une notable partie est massée à un pôle, le reste parcourant la partie libre de la cavité nucléaire à l'état d'anses flexueuses (synizesis, fig. 360 et 361). Bientôt, tandis que la contraction du peloton se poursuit par rétraction de la plupart des anses, les filaments uniformisent leur

diamètre sans pour cela s'épaissir sensiblement ; à la fin de cette phase, lorsque les anses chromatiques commencent à reprendre possession de la cavité nucléaire, elles cheminent parallèlement par paires en bien des endroits (fig. 362).

Cet appariement est plus apparent au cours du stade suivant où les filaments se sont épaissis et montrent en de nombreux endroits de fines ondulations rapprochées (fig. 363).

Puis les cordons, peu à peu, reprennent leur aspect uni en s'épaississant encore et subissent bientôt une nouvelle contraction (fig. 364) ; lorsque celle-ci vient à cesser, ils apparaissent d'une nature double par endroits, et même en certains points les deux constituants sont tordus ensemble (fig. 365) ; c'est le début du *strepsinema*.

Mais dès lors le déroulement prophasique, déjà très complexe, va se compliquer encore par suite de l'intervention d'un phénomène supplémentaire ; jusqu'alors la taille nucléaire était demeurée à peu près invariable ; elle augmente considérablement à partir de ce moment, et ceci s'accompagne d'une *décontraction* de l'appareil chromatinien, qui devient en même temps moins colorable. Les cordons, raccourcis et tordus par paires l'un autour de l'autre, s'effilent à leurs extrémités, repassent par un stade moniliforme qui évolue progressivement vers l'état d'éléments longuement filamenteux avec de place en place quelque grain de chromatine. En même temps, le nucléole prend de l'importance, devient énorme, bourgeonnant, et se creuse de cavités. Cette décontraction est, dans le cas présent, très progressive et les images successives (fig. 366 à 369) en montrent clairement l'évolution. Pendant toute cette *syncope chromatique*, les rapports mutuels des chromosomes ne sont pas modifiés ; et lorsque cesse cet état, c'est sous la forme de gemini qu'ils reparaissent, par une recontraction progressive et une récupération de leur colorabilité (fig. 370 et 371) ; parvenus en diacinèse à un état proche de leur condensation maximum, ces bivalents ont l'aspect de bâtonnets trapus, tous à peu près de même taille, de structure nettement double chez beaucoup ; ils sont au nombre de 30 (fig. 372).

Jusque-là, la membrane nucléaire est demeurée présente ; mais maintenant elle disparaît tandis que le nucléole se dissout rapidement ; dans l'espace nucléaire aux limites imprécises, les bivalents émigrent progressivement vers la plaque équatoriale (fig. 373). Le fuseau de *métaphase* qui se constitue alors est à fibres peu visibles et ses extrémités, assez obtuses, sont dépourvues de formations polaires ; il baigne dans une substance distincte du reste du cytoplasme par sa réfringence et sa limpidité, mais n'en est pas séparé par une membrane (fig. 374 et 375).

Je n'ai pu trouver tous les stades permettant une reconstitution complète de la suite, jusqu'à la formation des quatre noyaux de la tétrade. Toutefois, j'ai pu constater que la division I s'achevait par une télophase normale (fig. 376) où ne se voit aucune trace de la membrane nucléaire primitive ; en outre, on rencontre fréquemment des images indubitables d'intercinèse, avec noyaux parfaitement reconstitués quoique pauvres en chromatine (fig. 377). La division de ceux-ci semble se faire de façon tout à fait banale ; elle est synchrone, les prophases aboutissent à la constitution d'une trentaine de chromo-

somes de taille moyenne sensiblement plus petite que celle des bivalents (fig. 378), et les deux fuseaux de métaphase sont inclinés à 90° l'un par rapport à l'autre. C'est pendant le cours de cette seconde division que commencent à apparaître, à la surface du protoplasme de la cellule-mère, les scissures qui, en s'approfondissant, vont découper celui-ci en quatre tétraspores.

2. - *Rhodomela.*

H. Kylin (1914), puis M.A. Westbrook (1935) ont examiné chacun une espèce de ce genre.

Chez *R. virgata,* Kylin a montré, avec illustrations à l'appui, que la prophase de division I était hétérotypique. Il s'y forme d'abord un « spirème », puis les filaments s'apparient, ce qui conduit directement à une diacinèse caractéristique, pendant que se différencient deux calottes cytoplasmiques diamétralement opposées au contact de la membrane nucléaire ; cette dernière se dissout alors tandis qu'apparaît, à l'emplacement de la cavité nucléaire, un fuseau parfois pourvu de grains centrosomiens et englobé dans une gangue de cytoplasme dense ; les bivalents s'y disposent en plaque équatoriale. En fin d'anaphase I, les deux lots chromosomiques se convertissent immédiatement en plaques équatoriales de division II, de sorte qu'il n'y a pas de repos intercinétique.

Westbrook, étudiant *R. confervoides* (sous le nom de *R. subfusca*), n'a prêté attention qu'à la prophase I. Ses observations confirment celles de Kylin, sauf en ce qu'elle a constaté l'existence d'un « resting-stage » que ne signale pas Kylin, et qui s'intercale entre les stades « spirèmes » du début et la diacinèse.

Dans l'une et l'autre espèce, le nombre (haploïde) de chromosomes, compté en diacinèse, serait d'environ 20.

3. - *Chondria* et *Laurencia.*

Si on excepte la très brève mention que fait Kylin (1923) de son observation de stades « spirèmes » chez *L. pinnatifida,* nos connaissances sur ces deux genres sont jusqu'à présent dues à Westbrook (1928 et 1935) qui a étudié *C. dasyphylla, C. tenuissima, L. pinnatifida* et *L. hybrida.*

Cet auteur ne fournit d'ailleurs de renseignements que sur la prophase I, qui est hétérotypique chez toutes les espèces ; partout, cette prophase se déroule selon le processus le plus courant chez les Floridées : un « resting-stage » s'intercalant entre les stades « spirèmes » et la diacinèse, tandis que le noyau grossit beaucoup, ainsi que le nucléole qui, en outre, se fragmente. L'auteur, à propos de *L. pinnatifida,* pense un moment (1928, p. 156) que les chromosomes s'individualisent à partir du « spirème » par une fragmentation transversale de celui-ci, mais cette idée n'étant plus exprimée dans la suite du texte et d'autre part se trouvant en contradiction avec l'esprit du dernier ouvrage (1935) de Westbrook, il semble bien qu'il ne faille pas en tenir compte.

Selon Westbrook, le nombre chromosomique haploïde est d'environ 20 dans les deux espèces de *Laurencia* et d'environ 25 dans les deux *Chondria.*

J'ai moi-même étudié, assez brièvement, le *C. dasyphylla* ; tous les faits que j'ai pu y observer sont en parfait accord avec la description de Westbrook. J'ai pu aussi constater que la durée de la syncope chromatique correspondait au temps mis par les extrémités de la fronde pour croître d'environ 100 μ (Magne, 1956).

4. - *Brongniartella.*

Chez *B. byssoides,* B. Schussnig et R. Jahoda (1928) ont décrit la division des tétrasporocystes comme comportant une cinèse intranucléaire d'un type aberrant, sans intervention de métaphase.

De la description confuse de ces auteurs, où le terme de chromosome n'est même pas mentionné, voici ce qu'on peut à peu près comprendre. Tout d'abord, pendant que le noyau grandit, les quelques grains de chromatine de la cavité nucléaire disparaissent, semblant passer dans le nucléole ; puis celui-ci subit successivement plusieurs divisions qui fournissent 16 fragments. Survient alors la division du noyau — selon un processus non précisé — qui produit les quatre noyaux de la tétrade, chacun d'eux héritant d'une partie des fragments nucléolaires.

Westbrook a réexaminé la même espèce et y a rencontré, au contraire, un déroulement de prophase I tout à fait conforme au schéma général (1935, fig. 19 à 26) ; et, si le nucléole se fragmente bien à ce moment, ce n'est pas en un nombre défini d'éléments comme l'ont pensé Schussnig et Jahoda ; l'opinion de ces derniers, selon laquelle la division nucléaire des Floridées serait d'un type particulier, ne peut être retenue.

Dasyacées

Nos seules connaissances sur cette petite famille se réduisent à la contribution de M.A. Westbrook (1935) qui a examiné *Dasya arbuscula* et *D. ocellata.*

Cet auteur s'est surtout étendu sur la description de la prophase I. Chez l'une et l'autre espèce, celle-ci débute par l'apparition de filaments chromatiques allongés, bien différents des chromosomes punctiformes visibles au cours des mitoses somatiques. Mais ce stade filamenteux (« spirème ») dure peu ; les filaments chromatiques ne tardent pas à se désorganiser, devenant indistincts pendant que le noyau grossit énormément, ainsi que le nucléole qui apparaît bientôt hétérogène. Enfin la prophase s'achève par une réapparition des chromosomes (diacinèse) tandis que le nucléole perd sa colorabilité puis disparaît et que se dissout la membrane nucléaire.

La diacinèse revêt un aspect typique chez *D. arbuscula,* mais chez *D. ocellata* les chromosomes ne réapparaissent que sous la forme de grains minuscules et il n'est pas possible d'observer s'ils sont appariés ou non ; d'ailleurs, il se peut fort bien que la division ne soit pas méiotique car cette espèce, représentée seulement par des tétrasporophytes là où l'auteur l'a récoltée, possède très vraisemblablement un cycle de développement aberrant.

Westbrook a pu en outre observer (chez *D. arbuscula*) que le fuseau de métaphase I est quelquefois pourvu de formations suggérant des

centrosomes, et que d'autre part un stade de repos sépare bien les deux divisions successives.

D'après le travail de Westbrook, on peut conclure que, dans ses grandes lignes, le déroulement de la prophase I dans les tétrasporocystes de ces deux espèces est conforme au cas habituel des Floridées, mais que peut-être, chez *D. ocellata,* dont les gamétophytes sont inconnus, il n'y a pas réduction du nombre des chromosomes dans les tétrasporophytes.

Céramiacées

1. - *Griffithsia.*

a) *Connaissances antérieures.*

J.F. Lewis (1909) a étudié la division nucléaire dans les sporocystes de *G. globulifera* (sous le nom de *G. bornetiana*) et y a retrouvé l'essentiel des caractères particuliers déjà observés par lui (cf. p. 519) pendant la division somatique de cette même espèce : l'appareil nucléolaire participe à l'édification des chromosomes et le fuseau métaphasique est intranucléaire.

Voici comment cet auteur voit la *prophase :*

Tout d'abord, alors que le sporocyste a déjà beaucoup grandi, le nucléole se fragmente en quatorze masses à peu près. Puis le nombre de ces masses réduit de moitié, apparemment par fusions, tandis que dans chacune d'elles on peut observer quatre zones plus foncées ; ces masses correspondraient aux *tétrades* observables chez d'autres êtres vivants, et ce stade serait un *synapsis* d'un type particulier, sans éléments filamenteux. Ces mêmes masses, par la suite, perdent peu à peu leur colorabilité et finissent par disparaître pendant que s'individualisent de petits grains chromatiques qui sont les chromosomes, au nombre d'environ 14, et que se différencient les *calottes polaires cytoplasmiques,* parfois proéminentes mais aussi, d'autres fois, invisibles.

En *métaphase,* le fuseau, tronqué aux pôles, est tendu entre ces deux calottes et il se constitue une plaque équatoriale ; la membrane nucléaire, qui a persisté jusque là, ne disparaîtra qu'en fin d'anaphase et même pourra persister jusqu'à la fin de la division, chaque noyau-fils héritant alors d'une partie de la membrane-mère. En *télophase,* les chromosomes de chaque stock-fils s'agglomèrent en une masse dense qui devient le nucléole du noyau-fils.

Après un bref stade de repos, enfin, la division II commence.

Les résultats obtenus par H. Kylin (1916) chez *G. corallinoides* (sous le nom de *G. corallina*) sont en désaccord avec ceux de Lewis. Kylin a en effet observé des états jeunes où le noyau contenait des parties chromatiques filamenteuses, dits stades « spirèmes », ainsi qu'une diacinèse bien caractérisée ; pour lui, en outre, le fuseau de métaphase est extranucléaire.

La contribution de Kylin est toutefois incomplète. Cet auteur avoue n'avoir pu reconstituer entièrement le déroulement de la prophase I ; entre le stade « spirème » et la diacinèse, en effet, il a rencontré des

images de noyaux contenant un très gros nucléole soit intensément, soit irrégulièrement coloré, et souvent même des noyaux ne contenant que cela, aspects que l'auteur interprète comme le résultat d'une mauvaise fixation ; mais, selon lui, le strepsinema doit malgré tout exister. Après la diacinèse, l'image nucléaire devient d'une taille très réduite ; la membrane a disparu et le fuseau est contenu dans un glomérule de protoplasme. La télophase I a été observée, et les noyaux-fils entament la division II après un temps de repos.

On peut admettre après cela que ni Lewis ni Kylin n'ont correctement observé la prophase I dans les espèces qu'ils ont étudiées et, bien que Westbrook ait déclaré (1928, p. 165, en note) avoir observé chez *G. corallinoides* et *G. flosculosa,* tout comme Kylin, un « spirème » dans les très jeunes sporocystes, il était nécessaire de revoir ce point.

b) *Observations personnelles.*

J'ai abordé l'étude de *Griffithsia flosculosa* (Pl. XII, fig. 379 à 385).

Les tétrasporocystes de cette espèce ne sont autres que les cellules terminales des filaments tétrasporocystogènes ou de leurs ramifications ; à l'état très jeune, elles sont de même taille que les cellules végétatives qui les portent, ne se distinguant de ces dernières que par leur contenu à peine plus dense et leur noyau unique et de taille légèrement supérieure ; et pourtant, dès ce moment, on y rencontre les premiers stades de la prophase de division I.

Ces stades initiaux, où l'appareil chromatinien est à forme filamenteuse, sont particulièrement évidents. On peut ainsi repérer des stades à cordons chromatiques très minces, du type leptotène des Traités classiques ; ceux que j'ai observés étaient toujours à l'état de synizesis (fig. 379). Les stades pachyténiques surtout sont très nombreux, soit sous une forme détendue (fig. 380), soit sous une forme contractée (fig. 381). Les stades suivants montrent un accroissement de la taille nucléaire, accompagné d'une augmentation de plus en plus considérable du nombre des nucléoles qui bientôt pullulent, tandis que l'appareil chromatinien, atteint par la syncope, n'est bientôt plus présent que sous la forme d'un très délicat réseau superficiel (fig. 382 et 383). Ce dernier ne résiste pas à la régression au cours d'une coloration à l'hématoxyline (fig. 384).

Parmi les figures ultérieures de grand intérêt, je n'ai pu observer qu'une anaphase II (fig. 385) ; après coloration à l'hématoxyline, on y observe des formations polaires particulières, analogues à celles qui seront décrites plus longuement chez *Delesseria ;* les fibres du fuseau sont nettement perceptibles et, si la figure achromatique est bien incluse dans un glomérule de protoplasme distinct du voisinage, on ne peut toutefois y observer la présence d'une membrane limitante, comme l'a décrit Lewis.

2. - *Wrangelia.*

B. Schussnig et R. Jahoda (1928) ont fourni de la division du tétrasporocyste de *W. penicillata* une description confuse, basée presque uniquement sur la colorabilité et le comportement du nucléole.

Selon ces auteurs, la chromatine serait contenue dans le nucléole (les chromosomes n'ont pas été vus distinctement), et deux centrosphères, situées au début dans le noyau, émigreraient ensuite dans le cytoplasme où, se divisant, elles en fourniraient jusqu'à huit. Sur les figures illustrant le mémoire, aucun stade de division, mitotique ou méiotique, n'est reconnaissable, mais toutes semblent bien pouvoir être interprétées comme des images de syncope chromatique.

J'ai repris personnellement l'étude de cette même espèce (Pl. XII, fig. 386 à 393).

Les *très jeunes* sporocystes offrent en réalité de très belles figures de prophase hétérotypique et le déroulement de celle-ci ne semble présenter aucun caractère très particulier, comme on pourra en juger en parcourant les fig. 386 à 393. Après le maximum de décontraction au cours de la syncope (fig. 391), les bivalents se reconstituent et présentent alors des figures caractéristiques (fig. 392) tandis que, dès ce moment, la membrane nucléaire s'évanouit. En prométaphase, la contraction a tellement progressé qu'il devient difficile d'observer la dualité des éléments chromatiques (fig. 393) qui sont au nombre de 28.

Je n'ai rien observé de comparable aux centrosphères signalées par Schussnig et Jahoda.

3. - *Spermothamnion.*

B. Schussnig et L. Odle (1927) ont examiné cytologiquement les tétrasporocystes de *S. repens* (sous le nom de *S. roseolum*), mais sans y observer aucun noyau en cours de division.

L'étude de cette même espèce, due à K.M. Drew (1934, sous le nom de *S. turneri*), est en revanche très complète. L'auteur a pu reconstituer entièrement le déroulement de la division I et la description qu'elle en donne peut être considérée comme un modèle du genre.

En voici un résumé.

La prophase I est hétérotypique. On peut y repérer des stades de début avec filaments chromatiques minces et abondants (« spirème ») passant au synizesis ; puis les filaments deviennent plus épais et, à ce moment, il est aisé de voir que le « spirème » est en réalité formé de tronçons séparés et de longueur bien définie. Ces chromosomes, à partir d'un certain moment, laissent apparaître leur structure double. Ils perdent pour un temps leur colorabilité, puis la retrouvent à l'approche de la diacinèse ; cette dernière est suffisamment caractéristique pour qu'on puisse affirmer qu'il y a eu syndèse, car celle-ci n'a, malgré tout, pas été effectivement constatée.

En métaphase I, la membrane, selon Drew, subsiste ; mais la taille de l'aire nucléaire ne cesse de diminuer. Les bivalents gagnent la zone équatoriale du fuseau ; ce dernier n'a pas été aperçu, mais des masses de protoplasme dense (« kinoplasme ») se voient aux pôles où elles subsistent jusqu'en anaphase en se modifiant légèrement.

La télophase conduit à deux noyaux-fils qui resteront longtemps en intercinèse avant que commence la division suivante, dont les caractères sont ceux d'une mitose.

4. - *Plumaria.*

K.M. Drew (1939) a étudié les tétrasporocystes de *P. elegans* mais, ayant trouvé que le déroulement des cinèses était tout à fait normal, cet auteur n'a pas jugé bon d'en faire la description.

En examinant la même espèce, j'ai pu constater le bien-fondé de l'opinion de Drew.

La prophase de division I, en particulier, fournit des images hétérotypiques caractéristiques et très belles, bien que d'étude rendue difficile par le grand nombre des filaments chromatiques répartis dans un noyau de petite taille ; cette espèce montre aussi un exemple particulièrement frappant de grandissement nucléaire et nucléolaire accompagné de syncope chromatique.

La seule diacinèse observée m'a permis de compter 29 bivalents, tandis que les cellules végétatives des tétrasporophytes contiennent une soixantaine de chromosomes. Ces résultats numériques, bien que peu précis, permettent d'affirmer que la réduction chromatique est effective dans les tétrasporocystes de cette espèce, et correspondent assez bien à ceux de Drew qui a trouvé $n = 31$ et $2n = 62$.

5. - *Callithamnion* et *Aglaothamnion*.

Les conclusions de W.T. Mathias (1928) sur la caryocinèse dans les tétrasporocystes de *Callithamnion tetragonum* var. *brachiatum* (étudié sous le nom de *C. brachiatum*) s'éloignent beaucoup des conceptions classiques relatives à la mitose et à la méiose.

Pour cet auteur, en effet, la chromatine existerait dans le noyau au repos sous la forme, non pas d'un réseau comme c'est le cas ordinaire, mais d'une écorce profondément colorable et entourant un centre clair ; en prophase, cette écorce se creuse de cavités, tandis qu'apparaissent des granules ; les filaments chromatiques du début de la prophase hétérotypique dériveraient à la fois de ces granules et des restes d'écorce chromatique ayant pris l'aspect d'un réseau.

M.A. Westbrook (1935), réétudiant le même cas à l'aide de la méthode de Feulgen, n'a rien retrouvé de ces traits extraordinaires, mais seulement une prophase hétérotypique s'effectuant selon le processus habituel.

Dans les plus jeunes stades, le noyau contient des segments épars de filaments de chromatine et c'est sans doute ce qui représente le « spirème », pense Westbrook ; si ce stade est ici mal caractérisé — poursuit l'auteur — il a toutefois été observé, très typique, chez *Aglaothamnion roseum* et *Aglaothamnion furcellariae* (étudiés sous les noms de *Callithamnion roseum* et *C. furcellariae*).

Le noyau passe ensuite en syncope chromatique (que Wesbrook appelle « resting-stage ») pendant laquelle se reconstitue un réseau comparable à celui d'un noyau au repos tandis que le nucléole, grossissant énormément, tend à se creuser d'une grande cavité centrale alors que la partie périphérique se teint irrégulièrement. Les illustrations produites par l'auteur (ses fig. 84 et 85) montrent parfaitement bien ce phénomène qui serait, selon Westbrook, à l'origine de l'erreur de Mathias, ce dernier ayant confondu le nucléole et le noyau.

6. - *Ceramium*.

Les premiers travaux sur ce genre n'ont pas été heureux et, là comme pour les genres précédents, il a fallu attendre Westbrook pour disposer de quelques données précises.

W.T. Mathias (1928) s'est borné à indiquer que, chez *C. rubrum*, la structure nucléaire était identique à celle décrite chez *Callithamnion brachiatum*.

De son côté, H.E. Petersen, la même année et chez la même espèce, a décrit la prophase I. Mais sa contribution est fort obscure. Il n'a pas vu de chromosomes comparables à ceux décrits déjà chez *Polysiphonia* ; les seuls granules observés, et qui ressemblent à des chromosomes, paraissent dériver de la partie centrale très colorable du noyau et leur nombre semble varier de 4 à 8 ; peut-être aussi y a-t-il par moment, à côté d'eux, les restes d'un réseau... L'auteur, sans cesse très hésitant, n'a vu ni syndèse, ni figure de diacinèse, ni métaphase caractérisée ; de tels résultats sont difficilement utilisables.

Quant aux quelques figures publiées par H. Dammann (1930), elles ne permettent pas de se faire une idée nette des divisions dans les sporocystes de *C. deslongchampsii*.

M.A. Westbrook (1930 b) fait justice de la conception de la structure nucléaire chez *C. rubrum* selon Mathias : tout comme chez *Callithamnion*, la chromatine y est à l'état de réticulum dans le noyau au repos. Et si elle ne reprend pas en détail les faits mal interprétés par Petersen, en revanche elle produit (1935) une description courte, mais précise et bien illustrée (ses fig. 74 à 80) de la prophase I chez *C. flabelligerum* où l'on retrouve successivement les stades chromatiques filamenteux initiaux, la régression de l'appareil chromatinien pendant que le noyau grossit et que se multiplient les nucléoles, enfin la réapparition des chromosomes en diacinèse.

Rapprochés de ceux de Petersen, ces résultats montrent que ce dernier a confondu nucléoles et chromosomes ; en outre, de l'avis même de Westbrook (1935, p. 576) la diacinèse figurée par Dammann ne serait en réalité qu'une image de « resting-stage » où les nucléoles ont été confondus avec des gemini.

7. - *Antithamnion* (Pl. XII, fig. 394 à 399).

Ce genre n'avait encore à ce jour fait l'objet d'aucune investigation caryologique.

J'ai étudié *A. plumula* chez lequel, malgré la faible taille des jeunes tétrasporocystes, les détails des divisions peuvent être assez bien observés grâce à la coloration de Feulgen.

Il ne m'a pas été donné d'observer les tout premiers stades, mais seulement des images, vraisemblablement postérieures au leptotène, où les cordons étaient épaissis par endroits et cheminaient parallèlement sur certains parcours, correspondant ainsi au zygotène (fig. 394).

Par un épaississement notable des filaments on passe au pachytène (fig. 395). Je n'ai pu qu'assez mal observer la seconde contraction ; elle semble être peu intense et surtout, dès qu'elle cesse, la syncope s'empare du peloton chromatique, si bien qu'on peut rencontrer des exemples où une partie des cordons est encore à l'état épais tandis que le reste est notablement aminci (fig. 396).

A partir de ce moment, le noyau grossit beaucoup ; le nucléole devient énorme et se creuse de cavités ; la chromatine n'est plus

visible que comme un réseau très discret à la surface de la cavité nucléaire (fig. 397).

Après cette période de syncope, qui semble très longue, la membrane devient invisible et l'importance du volume nucléaire commence à diminuer lentement. Pendant ce temps s'opère la reconstitution des gemini ; longtemps, ceux-ci vont conserver une taille invariable ou à peu près, des contours imprécis et une faible colorabilité, toutes choses qui en rendent l'étude difficile ; ce n'est que vers la fin de la diacinèse, lorsqu'une contraction supplémentaire sera intervenue, qu'ils auront acquis une colorabilité suffisante pour devenir nets et comptables ; ils sont alors au nombre de 23 et certains d'entre eux ont une nature double évidente (fig. 398). Des comptages ayant montré que les cellules végétatives des mêmes tétrasporophytes renfermaient 46 chromosomes, on peut affirmer que la syndèse a eu lieu et que la méiose est effective.

La télophase I (fig. 399), par sa seule présence, montre qu'il existe un stade de repos entre les deux divisions nucléaires qui se succèdent dans les tétrasporocystes.

Delesséria cées

Peu de représentants de cette famille ont suscité l'intérêt de caryologistes, malgré les facilités qu'ils offrent par leurs fructifications abondantes et groupées en sores et par leurs noyaux de grosse taille qui présentent souvent de très belles images de division. Nous ne possédons de renseignements étendus que sur les deux genres *Delesseria* et *Nitophyllum*.

I. - *Delesseria*.

a) *Connaissances antérieures*.

D. sanguinea a été étudié dès 1911 par N. Svedelius ; ce dernier donne de la prophase I une interprétation différente de celle admise d'ordinaire, faisant notamment jouer au nucléole un rôle dans l'élaboration des chromosomes.

Selon Svedelius, cette prophase I débute lorsque noyau et nucléole ont déjà atteint une taille importante. A ce moment la cavité nucléaire, occupée jusque là par un réseau constellé de grains de chromatine, se modifie ; certains de ces grains augmentent en taille, pendant que les autres s'évanouissent, sans qu'on puisse affirmer que ce soit par fusion avec les premiers ; puis ceux-ci disparaissent à leur tour et il ne reste que le réseau qui se dissoudra ensuite, laissant la cavité nucléaire complètement claire.

Pendant toute cette évolution, le nucléole, auparavant homogène, se charge de masses chromatiques compactes qui ne tardent pas à acquérir des contours plus ou moins géométriques, parfois quadrangulaires. Pour Svedelius, ces masses seraient formées de la chromatine qui, fuyant le réseau, serait passée dans le nucléole ; d'autre part, le fait que certaines apparaissent jumelées l'incite à penser que ce stade serait un synapsis d'une

forme particulière. A la suite de ceci, les chromosomes réapparaissent dans le suc nucléaire à l'état de gemini, tandis que le nucléole reprend un aspect normal ; c'est la diacinèse, bien caractérisée, et l'auteur y a compté n = 20.

En métaphase I, la membrane nucléaire disparaît et il se constitue un fuseau à fibres distinctes, peut-être pourvu de centrosomes, car Svedelius a observé, dans quelques cas, un grain polaire très coloré ; il ne le figure qu'une seule fois, à un seul pôle du fuseau (sa fig. 22) ; mais si ces formations ne sont pas constantes, en revanche elles sont précédées, dès la diacinèse, de masses polaires toujours présentes, formées chacune d'une grosse boule de cytoplasme dense et homogène appliquée contre le noyau.

La suite du déroulement n'offre rien de particulièrement notable, et la formation des tétraspores s'accompagne bien d'une réduction chromatique.

Svedelius n'a pas constaté l'existence d'un « spirème » durant la prophase I, pas plus que Kylin, qui confirme très brièvement les résultats de Svedelius (Kylin, 1923).

Il appartient à Westbrook (1935) d'avoir recherché et trouvé ce stade, de l'avoir clairement figuré pour la première fois (sa fig. 88), après en avoir précisé la localisation dans le déroulement de la division I.

J'ai moi-même repris l'étude de cette espèce.

b) *Observations personnelles* (Pl. XIII, fig. 400 à 414, et Pl. XIV, fig. 415 à 417).

Un examen attentif du développement des tétrasporocystes montre, avec l'aide de la coloration de Feulgen, que la prophase I présente des caractères hétérotypiques évidents et se déroule conformément aux observations de Westbrook. Sur les préparations à l'hématoxyline, d'autre part, on peut constater en fin de prophase la présence régulière de masses cytoplasmiques hémisphériques à deux endroits diamétralement opposés de la surface nucléaire, comme l'avait observé Svedelius. C'est sur ces deux points qu'il va plus particulièrement être insisté ici.

Les stades de début de prophase I se rencontrent dans les très jeunes sporophylles, alors que les sporocystes ont encore une taille équivalente à celle des cellules végétatives qui les entourent ; seul l'état du contenu nucléaire permet de les distinguer de ces dernières.

La fig. 400 représente le stade le plus précoce qui a pu être observé : un synizesis de lepto-zygotène dans lequel quelques anses seulement se sont déjà dégagées du peloton ; par endroits, des filaments cheminent parallèlement les uns aux autres, mais ces rapprochements sont encore rares.

Les images de pachytène rencontrées ensuite permettent très souvent d'observer que les filaments, déjà épais, sont, sur de longs parcours, disposés parallèlement et qu'en outre certains d'entre eux apparaissent dès ce moment avec une longueur définie (fig. 401).

Ces filaments, jusque là d'un diamètre uniforme et constant, prennent dans les stades suivants un aspect moniliforme ou même noueux (fig. 402) qui s'accentue avec l'âge et dont la signification n'est pas très claire. Il pourrait s'agir d'un strepsinema et les épaississements constatés représenteraient alors les endroits d'entrecroisement des deux constituants de chaque couple ; mais il demeure

curieux dans cette hypothèse qu'en aucun endroit lesdits constituants ne puissent être distingués. En examinant l'évolution ultérieure (fig. 403 et 404), au cours de laquelle l'appareil chromatinien se décontracte pendant que le noyau commence lentement à grossir, il vient plutôt à l'idée que la fig. 402 doit correspondre aux premières manifestations de cette décontraction ou *syncope chromatique.*

L'espèce ici étudiée s'est révélée un excellent matériel pour l'observation de ce phénomène, qu'on peut suivre sur les fig. 403 à 408 (si on néglige la fig. 402 dont la signification exacte demeure malgré tout légèrement incertaine).

On peut remarquer tout d'abord (fig. 403 et 404) que la syncope est déjà très avancée lorsque débute la croissance nucléaire, ce qui suppose, au moins dans le cas présent, une certaine indépendance entre les deux mécanismes. L'appareil chromatinien, jusque-là constitué de cordons de relativement fort diamètre, va se transformer en filaments de plus en plus ténus. Au début de cette évolution, seules certaines zones sont touchées et, devenues très minces, elles continuent à relier entre eux les segments encore non transformés des chromosomes ; ceux-ci prennent alors l'aspect de chapelets qui s'étirent et se répandent dans la cavité nucléaire qui se trouve de ce fait à nouveau encombrée (fig. 403) ; puis, avant que le noyau ait commencé sérieusement sa croissance, la transformation s'étend progressivement à la totalité de chaque cordon ; les filaments qui en résultent sont repliés sur eux-mêmes, entrecroisés et l'ensemble peut fort bien être considéré, d'après l'aspect de certaines de ces parties, comme un véritable réseau d'éléments anastomosés (fig. 404). Il n'en est pourtant rien ; lorsqu'en effet le noyau, après une croissance intense, a acquis de grandes dimensions et que, de ce fait, les filaments chromatiques trouvent la place de se déployer et de se disperser, ils apparaissent pour la plupart isolés les uns des autres. A ce stade (fig. 405), qui marque le point culminant de leur décontraction, ces filaments sont extrêmement ténus et supportent par endroits de très fines granulations, le tout présentant au Feulgen une réactivité positive mais toujours très faible ; la plupart de ces filaments sont ramifiés et certains présentent des boutonnières révélant une structure double. De son côté le nucléole s'est considérablement accru et sa substance est devenue hétérogène, comme le montrent les colorations à l'hématoxyline.

Après un certain temps passé dans cet état, les éléments chromatiques vont, très lentement, se contracter à nouveau jusqu'en diacinèse où leur nature double sera perceptible chez la plupart.

Cette reconstitution, qu'il est possible de suivre assez bien sur les fig. 406 à 408, débute semble-t-il par un regain de colorabilité des filaments, qui deviennent beaucoup plus visibles. Puis ils se raccourcissent et, tandis que leurs extrémités demeurent encore filiformes et très minces, certaines de leurs parties se transforment en un ensemble de petits grains arrondis ou anguleux qui sont soit alignés, soit disposés côte à côte en amas ou en plages irrégulières (fig. 406). Ces granules fusionnent ensuite plus ou moins, tandis que les parties encore très allongées se raccourcissent notablement, si bien qu'on s'achemine d'une façon très graduelle vers des édifices chromatiques à contours nets et de structure homogène, conservant encore souvent des prolongements en forme de cornes (fig. 408). La condensation

chromatique se poursuivant, les prolongements sont absorbés à leur tour par les chromosomes qui, de plus en plus massifs, ne tardent pas à présenter les formes géométriques et les signes de dualité caractéristiques des gemini en diacinèse (fig. 411). Je n'ai pas cherché à en déterminer le nombre avec exactitude ; toutefois, bien des noyaux (fig. 411 et 412) ont montré qu'il était bien supérieur à 20.

Pendant toute cette évolution, le nucléole a fortement diminué de taille, tout en perdant sa colorabilité, et en prométaphase il a complètement disparu. A ce moment, les chromosomes se disposent en plaque équatoriale, mais restent éloignés et assez distincts les uns des autres, au moins en ce qui concerne ceux du pourtour (fig. 413).

La suite de la division n'apporte guère de renseignements notables sur l'appareil chromatinien, sauf peut-être de belles images de télophase I (fig. 414) où l'ensemble des filaments de chromatine se déploie à partir du pôle distal de chaque noyau-fils, dans un volumineux suc nucléaire. Il existe une intercinèse indubitable (fig. 415 et 416).

Pendant que se déroulent tous ces phénomènes, les annexes achromatiques se comportent d'une façon qui mérite une étude attentive.

Le *nucléoplasme* se montre le plus souvent, après coloration à l'hématoxyline, parcouru par de très fins filaments enchevêtrés (fig. 409 et 410) qui ne sont manifestement pas formés de chromatine, comme le montrent les préparations au Feulgen ; il s'agit vraisemblablement de coagulats protéiques dus à l'action du fixateur.

La *membrane* persiste tard en prométaphase (fig. 412), mais il est évident qu'elle a disparu en métaphase (fig. 413) où, d'ailleurs, très souvent, la gangue de protoplasme périnucléaire est mince et à contours très irréguliers.

Les *formations polaires*, enfin, sont de toutes les annexes achromatiques celles qui méritent le plus d'intérêt. Elles sont connues chez cette espèce par les travaux que Svedelius et je les observées constamment dans mes préparations, quel que soit le fixateur employé (B, W, etc.).

Lorsqu'elles sont parvenues à leur optimum de développement, c'est-à-dire en fin de prophase (et, dans le cas d'une division hétérotypique, en diacinèse), ces formations se présentent comme deux masses à peu près hémisphériques, extérieures au noyau lui-même, et appliquées contre sa membrane en deux points diamétralement opposés. Elles sont formées d'une substance protoplasmique dense et parfaitement homogène, Feulgen-négative et moyennement sidérophile, distincte du cytoplasme assez abondant qui l'entoure. Celui-ci, creusé de nombreuses vacuoles allongées radialement (sans doute sous l'effet d'une mutuelle pression latérale), forme des travées rayonnantes qu'on pourrait, au premier abord, assimiler à des rayons astériens. Dans cette zone périphérique se rencontrent également des inclusions sidérophiles en forme de baguettes disposées elles aussi de façon rayonnante, et vraisemblablement localisées dans les vacuoles, comme le montrent certaines images particulièrement favorables (fig. 410). Il est possible que ces formations soient en relation avec la présence, au même moment dans le cytoplasme, des inclusions sidérophiles volumineuses signalées par la plupart des cytologistes ayant examiné les tétrasporocystes des Floridées et assimilées par eux à la « substance

chromidiale » connue dans certaines cellules animales. Ce n'est toutefois là qu'une hypothèse, et l'étude approfondie de ces deux sortes d'inclusions reste à faire.

Les conditions d'origine de ces formations polaires restent très obscures. Il ne semble pas qu'elles dérivent de la division d'une masse unique, ni qu'elles soient précédées de grains plus colorables auxquels elles se substitueraient. Je n'ai pu que constater leur individualisation très progressive au sein de masses protoplasmiques, juxtanucléaires certes, mais ne différant en rien d'autre amas cytoplasmiques. Lorsque le noyau est allongé, ce qui se rencontre quelquefois, elles peuvent (fig. 409) ou non (fig. 410) en occuper les pôles et ne paraissent donc pas être en rapport avec cet allongement.

En prométaphase, il semble bien que ces formations polaires jouent un rôle dans la genèse du fuseau ; la fig. 412, tout au moins, montre bien que les fibres fusoriales naissent en rapport avec celles-ci. Par la suite, en métaphase, ces formations continuent à occuper une situation privilégiée aux pôles du fuseau et restent encore distinctes du cytoplasme d'alentour ; mais en télophase, elles se mêlent intimement à celui-ci (fig. 414 et surtout fig. 415), et les volumineuses calottes qui en résultent et qui coiffent les noyaux-fils tendent à entourer ceux-ci, ce qui finit par se réaliser pendant l'intercinèse (fig. 416).

Ces formations polaires se retrouvent encore très nettes, mais de plus petite taille, en division II (fig. 417).

2. - *Nitophyllum.*

Svedelius (1914) a étudié cytologiquement le cas très curieux de *N. punctatum* chez lequel les tétrasporocystes sont primitivement plurinucléés ; il a montré que cette condition n'était pas un obstacle à la production de tétraspores normales, car un seul noyau évolue jusqu'au bout en subissant la méiose et fournit les quatre noyaux des tétraspores définitives.

Selon Svedelius, le déroulement s'effectue en trois temps. Tout d'abord, il y a multiplication des noyaux dans le jeune sporocyste, jusqu'à atteindre le nombre d'une douzaine, et ceci par des divisions de type végétatif au cours desquelles n'apparaît pas de « spirème ». Puis certains de ces noyaux dégénèrent, tandis que les autres entament une prophase hétérotypique qui se poursuit jusqu'en diacinèse. Enfin, ces derniers dégénèrent à leur tour sauf un seul, qui devient central et à partir de ce moment se comporte comme le noyau du tétrasporocyste de *Delesseria*. Des sphères polaires se retrouvent en métaphase I.

Je n'ai personnellement étudié cette espèce qu'incomplètement, n'ayant disposé que de stades jeunes. Les résultats obtenus sont légèrement différents de ceux publiés par Svedelius.

Ainsi, je n'ai pu trouver de preuve d'une multiplication du nombre des noyaux dans les sporocystes avant le début de la prophase hétérotypique ; mes préparations montrent que les sporocystes sont d'emblée plurinucléés et que les noyaux — sans qu'aucun d'eux soit encore atteint de dégénérescence à ce moment — entrent rapidement en prophase hétérotypique. Celle-ci se déroule de façon toute classique

jusqu'au pachytène, puis la syncope chromatique intervient, accompagnée de grandissement nucléaire et frappant également tous les noyaux. Ce n'est que lorsque ces phénomènes sont déjà très avancés, et seulement à ce moment, que se produit une dégénérescence de tous les noyaux sauf un. Les stades les plus avancés que j'ai pu observer montraient un seul noyau, central, devenu énorme (d'un diamètre de 25 μ contre 5 μ au pachytène), et ne contenant aucune trace de chromatine visible. La diacinèse, qui doit venir ensuite, n'a pas été observée.

3. - *Autres genres.*

Par Kylin (1914 et 1923) nous savons de façon très brève qu'un stade « spirème » bien caractérisé existe chez *Phycodrys rubens* (= *Ph. sinuosa*) et serait tout de suite suivi par la diacinèse.

Mes propres préparations relatives aux espèces suivantes : *Hypoglossum woodwardii, Polyneura gmelinii, Acrosorium uncinatum, Gonimophyllum buffhamii* et *Drachiella spectabilis* m'ont montré que, au point de vue du déroulement des phénomènes chromatiques au cours de la prophase I, il n'y avait pas de différences importantes d'avec les stades correspondants décrits ci-dessus chez *Delesseria sanguinea.*

Rhodyméniales

1. - *Rhodymenia.*

a) *Connaissances antérieures.*

R. palmata, belle espèce très commune sur la côte européenne atlantique, a fait l'objet d'une étude approfondie, quoique encore incomplète, de M.A. Westbrook (1928). Cet auteur a montré que la prophase de division I était indubitablement hétérotypique.

C'est ainsi que, dès le début de celle-ci, un « spirème » se constitue aux dépens du réseau à chromocentres dont est pourvu le noyau ; ce « spirème » se montre d'ailleurs assez souvent formé de segments bien distincts. Le synizesis a été rarement rencontré, mais en revanche les stades voisins ont été nombreux, présentant des filaments de longueur définie et souvent appariés, groupés à partir d'un point de la cavité nucléaire.

Après ces stades filamenteux, l'appareil chromatinien reprend l'aspect d'un réseau quiescent, au lieu d'évoluer vers la diacinèse. Le noyau continue à grossir, atteignant à ce moment un diamètre de 15 μ.

Lorsque prend fin cette phase de repos, le réseau se contracte à partir de la membrane nucléaire jusqu'à n'être plus qu'un ensemble de granules entourant le nucléole et laissant subsister derrière lui une aire limpide et bien délimitée, pleine de caryolymphe qui se répandra plus tard dans le cytoplasme lors de la rupture de la membrane nucléaire.

En fin de prophase, des corps sphériques profondément colorables apparaissent aux pôles du noyau ; il semble que ce soit des centrosomes,

puisqu'on trouve de telles formations aux pôles du fuseau de métaphase I (avec l'aspect de gros grains très colorables, d'après la fig. 41, pl. II, de Westbrook).

b) *Observations personnelles* (Pl. XIV, fig. 418 à 430 et Pl. XV, fig. 431 à 437).

Disposant de la méthode de coloration de Feulgen, j'ai pu étudier cette espèce de façon plus complète que ne l'a fait Westbrook qui n'a utilisé que l'hématoxyline et de ce fait a connu beaucoup de difficultés, surtout dans la lecture des images de fin de prophase I.

A partir du noyau au repos du très jeune sporocyste, qui renferme un réseau richement pourvu de chromocentres (fig. 418), il s'individualise un ensemble de filaments d'abord très ténus et très finement moniliformes (fig. 419), puis plus robustes (fig. 420).

Les stades qui viennent ensuite sont indiscutablement des synizesis. La majeure partie des éléments sont très densément groupés en un point privilégié de la cavité nucléaire, et de ce peloton confus partent des anses ou bien même des segments ayant une extrémité libre (fig. 421 et 422) ; de sorte que, si l'appareil chromatinien avait paru formé d'un cordon continu au cours des tout premiers stades, il n'en est plus de même maintenant ; il est au contraire évident qu'on a affaire à présent à un ensemble de plusieurs éléments filamenteux de longueur définie, comme l'avait constaté Westbrook (*o.c.*) ; toutefois, la possibilité de les dénombrer avec précision demeure exclue. Ces filaments, que tout porte à considérer comme représentant le stade habituellement désigné par le terme de leptotène, sous l'état de synizesis, présentent la particularité d'être moniliformes.

Ce dernier caractère s'atténue beaucoup par la suite et, lorsque les filaments sortant du synizesis se déploient à nouveau dans la cavité nucléaire (fig. 423), il ne se rencontre plus que très légèrement affirmé, et en quelques endroits seulement. A ce stade, des signes évidents de syndèse sont perceptibles ; beaucoup de filaments, en effet, se montrent appariés et cheminent côte à côte sur une certaine longueur, puis s'unissent l'un à l'autre en un cordon unique.

Lorsque cet appariement est terminé, les filaments ont pratiquement perdu leur aspect moniliforme ; leur diamètre, en outre, a notablement augmenté ; on est alors parvenu au pachytène. Au début de ce stade, les filaments sont lâchement dispersés dans la cavité nucléaire et convergent par leurs extrémités vers un pôle du noyau où, d'ailleurs, celles-ci manifestent une certaine tendance à un rapprochement mutuel (fig. 424). Vers la fin, se place une seconde contraction du peloton chromatique, d'une amplitude non négligeable (fig. 425 et peut-être aussi considérable que celle de la première.

L'appareil chromatinien sort de cette contraction à l'état de *strepsinema,* dont il fournit de très beaux exemples (fig. 426) ; de tels états ont d'ailleurs été fort bien observés et figurés par Westbrook qui en a publié des représentations très convaincantes (ses fig. 36 et 37, pl. II). Cependant, quelle que soit la qualité des images, il demeure impossible de déceler, dans aucun des éléments, une nature quadruple, indice de la présence de quatre chromatides, et qui est la caractéristique du présent stade dit diplotène.

Mais survient à ce moment la syncope chromatique ; la condensation des éléments chromatiques, en constant progrès depuis le début de la prophase, s'arrête puis rétrograde. Chez cette espèce, le phénomène ne s'accompagne pas d'une très grande croissance nucléaire et nucléolaire, à l'inverse du cas habituel ; mais les transformations catachromasiques n'en demeurent pas moins évidentes et profondes. Très rapidement, les chromosomes s'allongent et s'amincissent (fig. 427) ; en même temps, ils semblent perdre complètement leur dualité de constitution ; c'est tout au moins l'impression que donne un examen superficiel des images ; mais un examen plus approfondi permet de découvrir de rares endroits où certains filaments ont une nette structure double, ce qui suffit pour affirmer que le bénéfice de la syndèse est conservé.

Le phénomène se poursuit par un amincissement graduel et de plus en plus poussé des filaments de chromatine (fig. 428) ; puis ceux-ci se résolvent en chapelets de très petits grains qui, parcourant tout l'espace périnucléolaire et s'y entrecroisant de nombreuses fois, simulent un réseau à mailles anastomosées (fig. 429). Une portion de l'appareil chromatinien reste pourtant parfaitement hétérochromatique pendant toute cette période, où elle affecte l'aspect d'une masse à contours anguleux, plus ou moins cubique, d'une dimension de l'ordre du micron, et qui se rencontre toujours au voisinage immédiat du nucléole (fig. 428 à 430). Cette formation semble bien ne pas exister avant la syncope et se constituer seulement pendant le début de celle-ci ; il n'est toutefois pas possible de donner pour le moment des précisions sur ce point, ni non plus sur son sort ultérieur, car elle se trouve par la suite mêlée à des granulations qui s'individualisent lorsque s'élaborent les gemini et qui sont d'une taille équivalente à la sienne, si bien qu'on ne peut savoir de quel(s) chromosome(s) elle dépend.

La syncope prend fin par une contraction du réseau, à la fois contraction de l'ensemble dans l'espace — d'où une rétraction à partir de la membrane nucléaire — et contraction individuelle des différents éléments qui se raccourcissent, ce qui entraîne des épaississements de parties filamenteuses et des fusions de granules voisins ; ainsi, peu à peu (fig. 430 et 431), le réseau prend un aspect de plus en plus robuste et en outre se masse au voisinage du nucléole, abandonnant derrière lui une zone parfaitement limpide qui est au début très régulièrement délimitée du cytoplasme mais acquiert bientôt des contours capricieux (fig. 431), ce qui est sans doute le résultat d'une disparition de la membrane nucléaire. Que cette disparition ait eu lieu réellement dès ce moment ou non — ce qui semble impossible à préciser avec la technique employée — il subsiste autour du nucléole une quantité importante de caryolymphe dans laquelle flotte un ensemble d'édifices chromatiques complexes, formés chacun d'un plus ou moins grand nombre de granules arrondis ou anguleux, le plus souvent jointifs, et dont dépassent parfois des prolongements filamenteux (fig. 432). Peu à peu, par des phénomènes de rapprochement et de soudure, le nombre de ces granules diminue et leur taille augmente dans chaque édifice dont la forme, très graduellement, tend vers celle de gemini. Ceux-ci, au nombre de 14, restent longtemps groupés autour du nucléole (fig. 433) dont la disparition sera très tardive, n'ayant

lieu que juste avant le passage en métaphase ; ils affectent des formes très suggestives en croix, en caducées ou en arceaux et certains, parfois, laissent apercevoir des signes discrets d'une fissuration longitudinale des chromosomes constitutifs (fig. 434, au centre).

De la *métaphase I,* je n'ai pas observé d'images colorées par l'hématoxyline et je ne puis de ce fait apporter beaucoup de données nouvelles sur les annexes achromatiques ; Westbrook y a observé des centrosomes sous la forme de grains très colorables et ce point serait à revoir. Sur les préparations colorées selon la méthode de Feulgen, les plaques équatoriales se révèlent très décevantes, en ce sens que les bivalents n'y présentent pas les caractères habituels à ces organites, avec disposition en arceaux ou en « ailes de mouches ». En somme, il n'y a pas de différence d'aspect entre la métaphase I et les métaphases des divisions végétatives chez la même espèce, la taille des chromosomes mise à part (fig. 435).

En *anaphase I,* on peut presque toujours observer que les chromosomes qui se rendent vers les pôles sont nettement fissurés (fig. 436). Ces chromosomes, à travers une *télophase* à caractères des plus ordinaires, forment deux noyaux-fils qui restent un certain temps au repos, présentant alors un appareil chromatinien extrêmement appauvri, représenté seulement par quelques filaments chromatiques dispersés et supportant de petits chromocentres (fig. 437).

La division II ne présente aucun caractère particulier.

2. - *Lomentaria.*

a) *Connaissances antérieures.*

On doit à Svedelius (1937) une étude cytologique de deux représentants de ce genre, étude qui a eu un grand retentissement. L'auteur y a démontré que chez *L. orcadensis* (sous le nom de *L. rosea*), espèce représentée uniquement par des tétrasporophytes, la formation des tétraspores ne s'accompagne pas d'une méiose et que tout le cycle s'effectue sans alternance cytologique de phases.

Au point de vue d'une stricte caryologie descriptive, et toujours d'après cette même étude, le déroulement des phénomènes nucléaires différerait profondément des cinèses habituelles, tant chez *L. orcadensis* que chez *L. clavellosa* examiné en même temps à titre de comparaison.

Chez *L. orcadensis,* la prophase I ne commencerait que lorsque le sporocyste a atteint sa taille maximum. Les chromosomes — punctiformes et au nombre d'environ 20 — qui s'individualisent alors dans le noyau ne tardent pas à *passer dans le nucléole,* où ils subissent chacun une division suivie d'une répartition des chromosomes-fils en deux groupes. Le nucléole se divise alors à son tour en deux moitiés dont chacune entraîne un des groupes ci-dessus ; puis c'est au tour du noyau lui-même à se diviser, mais sans que l'auteur ait pu voir clairement de quelle manière. Enfin, dans les noyaux-fils ainsi formés, le même processus recommence. Quatre noyaux sont ainsi constitués sans que soit intervenue aucune métaphase et par des divisions de type intranucléaire au cours desquelles le nucléole héberge les chromosomes.

Aucune des divisions ne présente de caractères hétérotypiques et Svedelius montre en outre, par des dénombrements chromosomiques prati-

qués avant et après, qu'elles ne sont pas accompagnées d'une réduction chromatique.

Chez *L. clavellosa,* c'est aussi dans des sporocystes déjà très développés que l'auteur pense avoir observé le début de la division I. Là, il n'y a pas migration des chromosomes dans le nucléole ; ceux-ci restent dans l'espace périnucléolaire où l'on peut observer qu'à un certain moment ils forment des gemini d'aspect tout à fait caractéristique ; la figure est donc une diacinèse et la division une méiose, ce que confirment les comptages chromosomiques pratiqués dans les cellules végétatives du tétrasporophyte et dans les spermaties. Le nombre haploïde des chromosomes serait de 10.

La suite de la description cytologique est très brève et confuse ; selon Svedelius, les chromosomes définitifs se répartiraient (de quelle manière ?) en quatre groupes à l'intérieur de la cavité nucléaire initiale, donnant ensuite naissance (comment ?) aux quatre noyaux de la tétrade. Là encore, la division serait de type intranucléaire et sans intervention, semble-t-il, de stades métaphasiques.

Westbrook (1935) a également examiné, très brièvement, *L. clavellosa,* sans pouvoir y observer de « spirème » ; en prophase de division I, avant d'être atteint par la syncope chromatique, qui là encore existe, le noyau ne montre que de petits grains de chromatine.

b) *Observations personnelles* (Pl. XV, fig. 438 à 456 et Pl. XVI, fig. 457 à 466).

J'ai repris l'examen cytologique de ce genre qui paraissait si aberrant ; l'étude des trois espèces présentes dans le Finistère, *L. articulata, L. clavellosa* et *L. orcadensis* m'a permis de constater qu'en réalité les divisions dans les sporocystes n'étaient pas différentes de celles qu'on rencontre chez la plupart des autres genres, comme le démontrent les fig. 438 à 466.

Chez toutes ces espèces, il existe des stades où l'appareil chromatinien est à l'état de longs filaments, correspondant au « spirème » des anciens auteurs. Ces stades ne se rencontrent que dans des sporocystes très petits, dont la taille n'est pas différente de celle des cellules d'alentour, mais qui s'en distinguent par un contenu cytoplasmique plus dense et la présence d'un noyau relativement gros en division hétérotypique. Les images nucléaires restent malgré tout petites et d'une observation très difficile sans le secours de la méthode de Feulgen ; les figures de leptotène (fig. 449) et de zygotène (fig. 450) n'ont été que rarement rencontrées ; en revanche, les stades pachytènes sont fréquents et, de façon presque constante semble-t-il, ils présentent la disposition des chromosomes en « bouquet » (fig. 438, 451 et 458). Ces stades conduisent à un strepsinema aux caractères en général bien nets (fig. 439 et 459) et au cours duquel la taille nucléaire commence à augmenter.

A ce moment se place la syncope chromatique ; elle s'empare des chromosomes et, rapidement, les ramène à l'état de fins filaments parsemés de petits granules de chromatine (fig. 440, 452, 453, 460), puis ces derniers eux-mêmes disparaissent, ne laissant plus que des filaments extrêmement pâles et ténus (fig. 441) qui à leur tour cesseront d'être visibles (fig. 442 et 454). En même temps, la taille du noyau s'est accrue fortement et celui-ci est devenu énorme, d'un diamètre

sensiblement triple de celui qu'il avait au strepsitène. Le nucléole s'est accru également et, souvent, il renferme une ou plusieurs inclusions, soit très colorables, soit très réfringentes et alors parfaitement perceptibles après application de la méthode de Feulgen vis-à-vis de laquelle elles présentent une réactivité entièrement négative (fig. 441 à 443, et fig. 445) ; lorsqu'il contient un grand nombre de telles inclusions, plus ou moins semblables, le nucléole revêt un aspect proche de celui que figure Svedelius chez *L. orcadensis* (1937, fig. 3 et 4), et cette comparaison suggère que, vraisemblablement, l'auteur suédois a confondu ces inclusions avec des chromosomes.

Après la déchromatinisation qui accompagne la syncope — moins poussée d'ailleurs chez *L. orcadensis* que chez les deux autres espèces — on assiste à la réapparition progressive des bivalents. Des amas irréguliers de chromatine, petits et peu colorables (fig. 433), évoluent, par de vraisemblables phénomènes de condensation et de rechromatinisation, en filaments courts, épais et irréguliers, encore pâles, à extrémités souvent bifides et pointes filamenteuses étirées (fig. 455). La contraction, se poursuivant, nous achemine progressivement (fig. 462) vers la diacinèse où les bivalents acquièrent alors des contours plus réguliers et anguleux. Bien que des signes de dualité puissent se deviner chez certains, l'observation des détails de leur constitution est rendue impossible par leur faible taille (fig. 456 et 463).

En *prométaphase* (fig. 444 et 464), le nucléole a disparu et la membrane nucléaire s'évanouit. Le volume nucléaire s'amoindrit, une grande quantité de caryolymphe se dispersant dans le cytoplasme. A ce stade, et chez ces espèces où les chromosomes sont courts et surtout peu nombreux, il est encore possible d'en pratiquer le dénombrement dans de bonnes conditions. Les chiffres obtenus, tant de cette façon qu'en diacinèse, sont les suivants :

chez *L. articulata,* n = 10 (fig. 444) ;

chez *L. clavellosa,* n = 23 (fig. 456) ;

chez *L. orcadensis,* n = 20 (matériel provenant de la baie de Morlaix, fig. 463) ou n = 10 (matériel provenant de la presqu'île de Crozon, fig. 464).

En *métaphase I,* le fuseau peut, selon les cas et dans une même espèce, être complètement au contact du cytoplasme par une disparition quasi totale de la caryolymphe (fig. 445), ou bien être englobé dans une gangue de suc nucléaire persistant, ce qui pourrait conduire un observateur non averti à le considérer comme intranucléaire dans le cas où le reste d'enchylème est à contour régulier (fig. 446). Les plaques équatoriales sont d'aspects différents selon les espèces. Chez *L. articulata* (fig. 445), les bivalents demeurent condensés et localisés étroitement au plan équatorial.

En *anaphase I,* la séparation des chromosomes peut être synchrone ou presque (*L. articulata,* fig. 446) ou se faire au contraire en ordre dispersé (*L. orcadensis,* fig. 465).

Les stades suivants sont, chez toutes ces espèces, conformes au déroulement habituel ; en particulier, il existe bien une intercinèse entre divisions I et II, contrairement à ce que semble avoir observé Svedelius chez *L. clavellosa.*

3. - *Autres genres.*

Kylin (1923) est très bref au sujet de *Chylocladia verticillata* (sous le nom de *Ch. kaliformis*) ; il a souvent observé le stade « spirème » chez cette espèce, stade souvent suivi d'une dégénérescence (des filaments) ; c'est là, certainement, la première observation qui ait été faite de la syncope chromatique, mais Kylin ne l'a pas interprétée correctement et l'a considérée comme un phénomène pathologique.

Chez *Gastroclonium ovatum* (étudié sous le nom de *Chylocladia ovalis*), Westbrook (1935) a constaté que le noyau du jeune sporocyste présentait de fins filaments de chromatine, puis que ceux-ci s'appariaient avant d'être atteints par la syncope chromatique.

Gigartinales

a) *Connaissances antérieures.*

Les données que nous possédons sur les représentants de cet ordre sont d'étendue limitée.

De la publication la première en date et relative à *Cystoclonium purpureum* (H. Kylin 1923), il sera question un peu plus loin, à propos des sporocystes à division calliblépharidienne.

Le travail de H. Claussen (1929) sur *Phyllophora brodiaei* ne permet pas de se faire une idée précise des cinèses dans les tétrasporocystes de cette espèce, bien que l'auteur prétende y avoir observé la diacinèse ; vraisemblablement, ces cinèses sont calliblépharidiennes.

Chez *Stenogramme interrupta,* M.A. Westbrook (1928) n'a pu déceler la présence de figures hétérotypiques au cours de la première division du tétrasporocyste ; dans les jeunes stades, l'aire nucléaire se colore uniformément en gris (à l'hématoxyline), et les chromosomes punctiformes qu'on rencontre en prophase avancée ne montrent aucun signe évident d'appariement ou de fissuration.

La récente étude cytologique de *Furcellaria fastigiata* faite par A.P. Austin (1955, 1960) est venue à point pour rattraper un peu le retard de nos connaissances et démontrer que, chez les Gigartinales, il existe au moins une espèce où le déroulement de la méiose est semblable à ce qu'on rencontre dans les autres ordres mieux connus.

Austin n'a que rarement observé le leptotène et il pense que les figures de synizesis ne sont qu'un artefact de fixation.

La description qu'il donne de la prophase I ne part que du moment où les filaments chromatiques sont appariés et s'enroulent l'un autour de l'autre en torsade, selon l'image classique du strepsinema. Des 34 bivalents dénombrables dès ce stade, il fait une étude détaillée, très précieuse et pleine d'intérêt, montrant à l'aide de dessins et de photographies que les chiasmas y sont évidents et généralement au nombre de deux, parfois trois ou un seul ; chez quelques-uns de ces bivalents, Austin prétend — dans la légende de

sa fig. 2 a, dénommée (à tort semble-t-il) pachytène — avoir discerné quatre filaments ; pourtant là comme ailleurs dans l'illustration fournie et qui est cependant très bonne, ce détail important n'apparaît pas avec évidence.

Pendant la longue séquence du diplotène, les bivalents perdent un moment leur précision et leur colorabilité ; cet état correspondrait au « stade diffus » — ou syncope chromatique — déjà décrit par d'autres chercheurs. Plus tard, les bivalents se condensent de plus en plus, jusqu'à la diacinèse où ils affectent l'apparence de masses trapues, à formes géométriques et contours anguleux.

Le nucléole, jusque-là persistant, disparaît en même temps que la membrane nucléaire en prométaphase, puis les bivalents se disposent en plaque équatoriale ; la technique employée n'a pas permis une étude précise des annexes achromatiques, mais l'auteur pense que le fuseau est anastral.

Après la télophase I, deux noyaux-fils sont constitués ; ils restent un moment à l'état de repos avant de subir la division II. Celle-ci présente les mêmes caractères qu'une mitose végétative.

Ainsi, chez cette espèce, la prophase de division I est sans aucun doute possible de nature hétérotypique ; l'existence de la réduction chromatique est confirmée par des comptages chromosomiques pratiqués par Austin dans les gamétophytes et les tétrasporophytes.

b) *Observations personnelles.*

J'ai examiné les tétrasporocystes de *Gracilaria verrucosa* et de *Plocamium coccineum*. Cet examen a été trop incomplet pour que la description des cinèses puisse être ici exposée ; toutefois, il a fourni suffisamment d'éléments pour qu'il soit possible d'affirmer que, chez ces deux espèces, l'évolution nucléaire en division I est tout à fait conforme au schéma déjà souvent décrit ici ; elle comporte notamment des jeunes stades prophasiques à chromatine en longs filaments qui s'apparient, puis intervient une syncope caractéristique suivie d'une réapparition progressive de l'appareil chromatinien aboutissant à un stade diacinèse.

Chez *Gracilaria verrucosa*, il a pu être compté à ce moment 32 éléments à contours orthogonaux bien marqués et qui sont vraisemblablement des gemini, bien qu'ils n'apparaissent pas distinctement d'une nature double. Si tel est bien le cas, ce résultat ne fait que confirmer celui qui a été déjà obtenu par l'étude de la division somatique (cf. p. 511) et on peut proposer pour cette espèce $n = 32$.

D'autres représentants de cet ordre ont donné lieu à des investigations dont les résultats seront exposés à propos des sporocystes à division calliblépharidienne.

Cryptonémiales

Dans cet ordre, tout comme dans le précédent, rares sont les études caryologiques qui ont été entreprises jusqu'à ce jour.

I. - *Corallina.*

a) *Connaissances antérieures.*

Dès 1898, B.M. Davis examinait *C. officinalis* var. *mediterranea* et, si son travail n'a guère apporté de résultats utilisables concernant l'appareil chromatique, ni ne s'est pas préoccupé de la nature exacte des cinèses, en revanche il décrit avec beaucoup de minutie l'ensemble des formations achromatiques des figures de division, insistant sur la présence de formations polaires que l'auteur n'hésite pas à nommer centrosphères.

Ces formations semblent ne pas exister avant la prophase ; elles apparaissent au cours de celle-ci, très graduellement, au sein de deux amas de « kinoplasme » juxta-nucléaires et diamétralement opposés.

En prométaphase, alors que nucléole et membrane nucléaire se dissolvent, les fibres fusoriales se forment à partir de ces centrosphères. En métaphase (de division I), lorsque ces dernières ont atteint leur parfait développement, elles ont la forme de boules et sont constituées par une substance rigoureusement homogène bien distincte du protoplasme d'alentour ; les fibres fusoriales les joignent, mais sans les pénétrer de leurs extrémités ; et du côté opposé au fuseau, elles émettent des fibres rayonnantes qui semblent faites de la même substance qu'elles-mêmes. Lorsque, en télophase, les chromosomes les ont rejointes, elles persistent un moment puis se dissolvent en redevenant du kinoplasme banal.

S. Yamanouchi (1921) a repris cette étude, en s'adressant à la même espèce et variété. Sans insister autant que Davis, il décrit lui aussi des « corps centrosomoïdes » apparaissant dès la fin de la prophase ; en outre et surtout, il montre — malheureusement sans illustrations à l'appui — qu'il existe au cours de la prophase I un stade synapsis, bien qu'un spirème continu ne puisse se former, sans doute par suite de la grande pauvreté du noyau en chromatine. 24 bivalents s'individualisent au cours de cette prophase ; ils se disposent en métaphase puis les chromosomes qui les constituent se séparent, etc.

M.A. Westbrook (1935), utilisant la technique de Feulgen, a pu montrer que, chez cette même espèce, un « spirème » existait réellement, formé de filaments de chromatine minces et relativement longs. La fig. 97 que présente cet auteur à l'appui de son assertion paraît bien être l'image d'un strepsinema.

b) *Observations personnelles* (Pl. XVI, fig. 467 à 472).

J'ai examiné moi-même *C. officinalis*, en employant la méthode de Feulgen ; les résultats obtenus viennent en confirmation de ceux des auteurs précédents.

Au début de la prophase I, l'appareil chromatique se montre avec évidence formé de filaments indépendants de chromatine. Les plus fins détails de ceux-ci, ainsi que leurs rapports mutuels, sont d'une observation qui demeure difficile, étant donné leur colorabilité très réduite qui persiste pendant toute la division ; si bien que, pour représenter ces images extrêmement pâles, il a été nécessaire, sur

les figures 468 à 472, d'exagérer l'intensité de coloration de la chromatine.

Le stade le moins avancé qui ait pu être observé est représenté par la fig. 468, dont l'interprétation peut prêter à discussion. L'extrême ténuité des filaments chromatiques, ainsi que leur aspect moniliforme, font en effet tout d'abord penser à un leptotène ; mais, d'autre part, le fait que certains de ceux-ci se présentent comme des segments courts et indépendants et que chez plusieurs les extrémités paraissent fourchues, conduit plutôt à l'idée d'un pachytène inachevé. Cette dernière manière de voir est d'ailleurs confirmée en partie par la disposition en « bouquet » de certains filaments courbés en forme d'épingle à cheveux, disposition fréquente au pachytène, ainsi que par l'aspect des stades légèrement plus avancés (fig. 469), qui s'interprètent mieux comme strepsitènes que comme zygotènes ; ceux-ci mènent d'ailleurs à la syncope, comme le prouve la fig. 470 où l'on peut observer, dans le même noyau, des filaments semblables aux précédents voisinant avec d'autres qui ont déjà subi un début de catachromase.

La syncope progresse rapidement, en même temps que le noyau grossit beaucoup ; au paroxysme, le diamètre de ce dernier est de l'ordre de 15 μ ; et à ce moment, la cavité nucléaire ne montre plus qu'un nucléole, parfois irrégulier et presque toujours hétérogène, et quelques rares lambeaux filamenteux de chromatine, extrêmement ténus et pâles. Lorsque cesse la syncope, la très faible chromaticité de ces éléments ne permet pas de suivre, à partir d'eux, la reconstitution des bivalents. Ceux-ci, après avoir atteint un certain degré de condensation, se présentent comme des plages très nettement Feulgen-positives, de dimensions variables et à contours assez réguliers (fig. 471). Bien qu'aucun détail de leur structure ne permette d'affirmer qu'ils soient de nature double, ce sont vraisemblablement des gemini ; dans les meilleures conditions, on en compte de 20 à 25, ce qui est en accord avec le nombre haploïde trouvé par Yamanouchi et par moi-même (cf. p. 507).

Ces bivalents n'acquièrent jamais une colorabilité intense ; même en métaphase I, ils demeurent pâles et, lorsqu'ils sont rapprochés l'un de l'autre, difficiles à séparer optiquement (fig. 472).

Comme Davis et Yamanouchi l'ont signalé, le noyau se pourvoit, vers la fin de la prophase, de deux « corps centrosphéroïdes » polaires qui persistent jusqu'en anaphase. Bien que leur étude n'ait pas ici été poussée aussi loin que dans le cas de *Delesseria sanguinea* décrit plus haut, et ceci faute de fixations adéquates, ces formations semblent tout à fait comparables à celles de cette dernière espèce ; elles sont relativement bien conservées par une fixation au mélange de Westbrook et visibles sur préparations au Feulgen, où elles prennent assez intensément le colorant de fond (fig. 472).

2. - *Autres genres.*

Suneson (1937), étudiant *Jania rubens,* a apporté une très brève contribution à notre connaissance cytologique de cette espèce, en indiquant avoir rencontré, au cours de l'étude de la division I du

tétrasporocyste, des exemples caractéristiques de zygonema, qu'il illustre par sa fig. 27 B.

Chez *Melobesia farinosa*, Balakrishnan (1947) a pu observer l'essentiel de la prophase de première division du tétrasporocyste et constater qu'elle était hétérotypique. Il y a distinctement reconnu le synizesis, ainsi que les stades pachytène et diplotène, celui-ci suivi du stade « diffus », et pu compter le nombre des bivalents qui est à peu près le même que celui des chromosomes du gamétophyte (n = 24).

Ce même auteur, enfin, étudiant *Grateloupia lithophila* (1949), a figuré distinctement, dans le tétrasporocyste de cette espèce, un stade synizesis, avec filaments chromatiques très longs et très ténus, ce qui montre que, chez cette espèce également, la prophase I est hétérotypique ; en outre, si on en juge par deux illustrations contenues dans ce même travail, le fuseau métaphasique paraît être intranucléaire.

Chaetangiales

Dans cet ordre, tel qu'il est actuellement conçu (cf. remarque p. 502), les tétrasporocystes ne sont connus que chez certaines Chaetangiacées, du genre *Galaxaura*.

On doit à Svedelius (1942) une étude cytologique de deux représentants du genre *Galaxaura* (*G. diesingiana* et surtout *G. tenera*). Cette étude, bien que rapide, a permis à l'auteur de montrer que la prophase I présentait d'indiscutables caractères hétérotypiques et d'autre part, grâce à des dénombrements chromosomiques, que la formation des tétraspores était bien méiotique.

B. - LES CINÈSES DANS LES ESPÈCES A DIVISION DE TYPE CALLIBLEPHARIDIEN.

Nos connaissances sur l'extension de ce type de caryocinèse parmi les Rhodophycées reposent surtout sur l'étude de la division somatique, plus avancée que celle de la division des sporocystes ; ainsi sait-on que, jusqu'à présent, ce phénomène n'a été observé que chez les Gigartinales et les Cryptonémiales.

On peut *a priori* supposer que, si le caractère existe en mitose, il doit se retrouver dans les sporocystes. Eh bien ! cette hypothèse est confirmée chez tous les genres — malheureusement peu nombreux — qui ont été jusqu'ici étudiés, à l'exception toutefois du genre *Cystoclonium*, examiné par Kylin (1923) et dans le travail duquel on ne trouve aucune indication pouvant faire croire que la prophase des divisions dans le sporocyste puisse être calliblépharidienne ; l'auteur se borne à indiquer qu'il a observé chez le *C. purpureum* « spirème » et diacinèse et confirme la présence d'une méiose par des numérations chromosomiques.

Voici maintenant quels sont les cas connus.

1. - *Chondrus (Gigartinale)*

(Pl. XVI, fig. 473 à 482 et Pl. XVII, fig. 483 à 491).

J'ai étudié avec grand soin *Ch. crispus*.

Les très jeunes stades de la prophase I sont, comme bien souvent chez les Rhodophycées, d'une observation et d'une interprétation difficiles, par suite de la petite taille des éléments et surtout de leur très faible chromaticité.

Le noyau anté-prophasique est petit (3 à 4 μ) et pauvre en chromatine (un réseau y est à peine décelable) ; la caryolymphe y apparaît dense, prenant le colorant de fond avec une intensité inhabituelle ; et ses contours, à ce moment, sont ceux d'une étoile irrégulière (fig. 473). Puis la taille augmente assez rapidement, à peu près jusqu'au double de ses dimensions primitives ; ceci marque le début de la prophase I, au cours de laquelle plusieurs points vont devoir être examinés d'une façon approfondie.

Dès le début de la prophase I, *la vésicule nucléaire* s'allonge selon un axe privilégié et marqué par le développement, à deux pôles opposés, de deux des multiples prolongements du noyau au repos (fig. 475), ou parfois d'un seul (fig. 474). Cette élongation, qui va persister pendant toute la prophase, constitue la preuve que le caractère callithamnidien n'est pas limité à la division somatique mais s'étend au tétrasporocyste et très vraisemblablement à toutes les caryocinèses. Les irrégularités accessoires du contour nucléaire tendent à s'effacer, alors qu'au contraire les pôles ainsi marqués s'effilent (fig. 474 à 478) ; ce dernier caractère dure tant que, dans la cavité nucléaire, les éléments chromatiques sont à l'état de filaments distincts mais, dès que commence la syncope, le sommet des pôles s'émousse (fig. 479, 480 et 485) et la figure nucléaire tend de plus en plus à devenir régulièrement elliptique, sans que disparaissent totalement, cependant, certaines saillies qu'elle pousse dans le cytoplasme (fig. 480). A cette période correspond un notable accroissement de taille nucléaire.

Des *formations polaires* existent à partir du début de la syncope. A ce moment, le cytoplasme du sporocyste est réduit à une mince couche périphérique contenant de rares rhodoplastes et à un réseau de trabécules anastomosés, avec, de place en place, quelques amas de cytoplasme, le tout enserrant dans ses mailles une profusion de plaquettes discoïdes d'amidon floridéen. Il faut imaginer le noyau plongé dans cette masse composite et maintenu en position centrale, comme par des haubans, par des trabécules de cytoplasme qui joignent la couche périnucléaire au réseau général ; une partie de ces trabécules partent en rayonnant des régions polaires où se trouvent les formations en question.

Ces formations, on doit le reconnaître, sont loin d'avoir la précision de celles qui ont été rencontrées chez *Delesseria* et chez *Corallina*. Elles existent en général, mais elles peuvent manquer (fig. 482, en bas) et, si souvent leur forme est quelque peu régulière (fig. 479, 480, 485), dans de nombreux cas en revanche elles ne peuvent être comparées à une figure géométrique quelconque (fig. 482, en haut, et fig. 483). La substance dont elles sont constituées ne paraît pas être distincte

du cytoplasme lui-même ; il n'existe pas de solution de continuité visible entre le centre de chaque formation polaire, qui est homogène, et les rayons cytoplasmiques qui en partent ; sur les préparations colorées à l'hématoxyline, ces formations réagissent de façon identique au suc nucléaire (fig. 481 et 484) ; mais après coloration de Feulgen, ce dernier se distingue au contraire parfaitement des éléments qui l'entourent (fig. 479, 480, 482, 483, 485).

L'*évolution de l'appareil chromatinien* peut être reconstituée, malgré la petite taille des éléments ; elle est tout à fait comparable à celle qui a déjà été rencontrée chez d'autres espèces.

Au début, le réseau du noyau initial se transforme en un ensemble de filaments longs et ténus ; beaucoup d'images les montrent très contournés et souvent rassemblés plus ou moins en un point de la cavité nucléaire ; il s'agit là vraisemblablement du stade leptotène (fig. 474). Le zygotène n'a pas été observé avec netteté ; peut-être la fig. 475 en est-elle un stade terminal, passant au pachytène, mais les arguments pour défendre cette thèse reposent sur des détails si discrets qu'elle se révèle très fragile. La fig. 476 ,en revanche, montre un pachynema indiscutable, avec de rares traces de filaments terminant leur appariement ; la plupart d'entre eux ont, à ce moment, égalisé leur diamètre et dans le cas présent leur disposition en « bouquet » est assez nette. Par la suite, ces cordons chromatiques subissent la seconde contraction (fig. 477) avant de se redéployer au strepsitène (fig. 478). C'est à partir de ce moment que s'installe la syncope au cours de laquelle ces éléments vont se détendre, passer à l'état de fins filaments à peine chromatiques (fig. 479) puis, poursuivant cette évolution, disparaître presque totalement (fig. 480). La reconstitution des bivalents s'effectue très progressivement ; d'abord plages mal définies à peine chromatiques (fig. 482), ils se contractent peu à peu, absorbant les appendices filamenteux qui leur sont encore rattachés et gagnant en colorabilité (fig. 483) ; en diacinèse, ils ont l'aspect de masses trapues à allure de parallélipipèdes ; il n'est pas possible de déceler s'ils sont d'une nature double et ceci est sans doute dû à leur petite taille. On peut facilement en dénombrer 30, vraisemblablement le nombre haploïde de l'espèce.

En *métaphase I*, dont un aspect caractéristique est représenté par la fig. 486, l'image nucléaire est devenue d'une taille réduite ; le nucléole a disparu et une grande partie du suc nucléaire a été dispersée, mais il en reste encore cependant une notable quantité autour du fuseau, enveloppant celui-ci d'une gangue à contours irréguliers bien que parfaitement définis. Cet ensemble s'accompagne de granulations sidérophiles dont il existait déjà des représentants dès la syncope (fig. 481 et 484) ; les unes sont situées sans ambiguïté au sein du cytoplasme, tandis que d'autres sont en étroite relation avec le noyau, qu'elles soient plongées dans le suc nucléaire qui subsiste encore, ou bien qu'elles soient plaquées à sa surface. Ces granulations sont souvent d'une taille de même ordre que celle des bivalents au moment de la diacinèse et on peut alors, à l'hématoxyline, les confondre avec ces derniers ; elles sont cependant d'une substance tout à fait différente, parfaitement Feulgen-négative, comme le révèle une coloration appropriée. Une remarque importante est à faire sur la fig. 486 : aucune de ces granulations ne figure aux pôles du fuseau

métaphasique, qui sont dénués de quelque structure visible que ce soit.

A la fin de la division I se constituent deux noyaux-fils qui restent un moment au repos, pendant que s'effectue la division du sporocyste en deux cellules-filles ; toutefois celle-ci n'est encore qu'incomplète, ces deux dernières demeurant réunies par un étroit pont protoplasmique qui ne disparaîtra qu'une fois la seconde division nucléaire achevée.

La seconde cinèse est intéressante par quelques particularités de sa prophase et de sa métaphase.

La *prophase II* est à caractère calliblépharidien particulièrement accusé. Pendant toute sa durée, la vésicule nucléaire est considérablement étirée et ses extrémités sont très effilées. Son contenu est, semble-t-il, le siège d'une activité intense. Le nucléole se multiplie, ce qui n'a pas été observé en prophase I, et des inclusions sidérophiles y apparaissent, surtout en prophase avancée. Ces inclusions sont de forte taille, plus grosses que les chromosomes dont elles se distinguent, là encore, par leur réactivité Feulgen-négative ; souvent accolées à la face interne de la membrane nucléaire, elles peuvent se rencontrer aussi aux pôles du noyau (fig. 487) ; mais ce n'est là qu'un accident : de nombreux noyaux n'en possèdent pas, soit à un pôle soit à l'autre (fig. 488), soit aux deux (fig. 489) sans que cela supprime la possibilité pour qu'il y en ait à très peu de distance, dans la caryolymphe ou dans le cytoplasme voisin.

La *métaphase II* (fig. 490 et 491) est très comparable à celle de première division et présente des caractères identiques : fuseau ordinairement dépourvu de toute formation polaire, de petite taille comparativement au noyau prophasique et libre dans le cytoplasme ; très souvent, il subsiste autour de lui des restes de suc nucléaire accompagné d'inclusions sidérophiles en voie de dissolution, le tout à l'état de lambeaux et n'offrant nullement l'idée d'une aire nucléaire encore cohérente et pourvue d'une membrane limitante.

2. - *Calliblepharis (Gigartinale).*

Alors que l'étude du noyau a été relativement facile et profitable dans les tissus somatiques des espèces de ce genre, l'examen de leurs tétrasporocystes s'est révélé hérissé de difficultés techniques et n'a donné que des résultats décevants. Ainsi, après une fixation au liquide de Westbrook, le collapsus est tel qu'il rend les contenus cellulaires presque indéchiffrables ; les éléments chromatiques sont en outre si peu colorables que, même après une fixation meilleure et moins déformante (au Flemming faible par exemple), le contraste est presque nul et les figures d'un intérêt discutable ; aussi ai-je évité de les publier ici.

Cependant, et malgré ces conditions défavorables, j'ai pu observer de nombreux indices, tous concordants, qui tendent à prouver que le déroulement de la prophase I — tout au moins — s'accomplit selon le processus déjà décrit maintes fois ici. C'est ainsi qu'aux premiers stades la chromatine est à l'état de longs filaments dont on peut apprécier l'appariement sur certaines figures caractéristiques du strep-

sitène ; la syncope, accompagnée d'une croissance du noyau, vient ensuite ; puis les bivalents réapparaissent, sans acquérir, semble-t-il, de contours précis avant la métaphase : toutes les diacinèses les ont montré confus et évanescents, ce qui n'a pas permis de les dénombrer. Enfin, il n'a pas été possible d'observer de formations polaires distinctes du cytoplasme, ni en fin de prophase ni en métaphase I.

3. - *Polyides (Cryptonémiale).*

P. rotundus nous est bien connu par la belle étude caryologique de C.S.P. Rao (1956, sous le nom de *P. caprinus*).

Cet auteur a montré que, dans les populations de cette espèce répandues sur les côtes anglaises, la méiose a bien lieu dans les tétrasporocystes où la première cinèse est indubitablement hétérotypique ; le mémoire est accompagné de figures dessinées et de photographies qui illustrent parfaitement les stades caractéristiques de celle-ci, qui se déroule selon le processus habituel. La syncope (« diffuse stage ») existe chez cette espèce ; en outre, les images de fin de prophase I (fig. 5 F et 5 I ; photographies 5 et 6, pl. VI) montrent très nettement que la vésicule nucléaire est étirée à ce moment ; les amas de protoplasme situés alors aux pôles ne sont pas considérés par Rao comme des formations centrosomiennes.

Cet étirement prophasique, sur lequel Rao n'a pas insisté, fait indiscutablement de la division I une cinèse calliblépharidienne, comme l'est déjà la mitose somatique chez cette espèce (cf. p. 531).

4. - *Dilsea (Cryptonémiale)* (Pl. XVII, fig. 492 à 500).

L'étude caryologique du *D. carnosa,* qui semble n'avoir jamais été tentée jusqu'à ce jour, s'est révélée très intéressante ; elle n'a malheureusement pas pu être achevée et je ne peux ici que faire état des plus jeunes stades de la prophase I.

D'après ce que j'ai pu observer à Roscoff, l'évolution des tétrasporocystes chez cette espèce est à peu près synchrone pour tous les tétrasporophytes d'une même région géographique. Très vraisemblablement, ces sporocystes s'individualisent de bonne heure dans le courant de l'été ; en août, ils peuvent déjà être facilement distingués des cellules corticales internes qui les entourent et dont ils diffèrent par leur taille plus grande et leur protoplasme plus dense ; à la mi-septembre, alors qu'ils atteignent la longueur d'environ 30 µ, leur contenu est déjà bourré d'amidon floridéen et leur noyau, encore petit (4 µ), est au repos et possède un réseau riche en chromocentres (fig. 492).

Le début de la prophase I semble se dérouler à une cadence accélérée. Dès la mi-octobre, en effet, les choses sont déjà très avancées, et l'appareil chromatinien est devenu un strepsinema tout à fait caractéristique, comme le montrent les fig. 493 à 495. En même temps, le volume du noyau a fortement augmenté, ainsi que celui du nucléole, tandis que la cavité nucléaire a pris une allure nettement calliblépharidienne et s'étire entre deux pôles principaux. Ceux-ci sont marqués par des accumulations de protoplasme, sans forme bien

définie, qui assurent la transition entre la caryolymphe et le cytoplasme trabéculaire qui soutient le noyau. Il est d'ailleurs curieux de remarquer, à ce propos, que les techniques de coloration employées (hématoxyline, et vert lumière des préparations au Feulgen) n'ont pas permis de repérer à ce niveau la limite entre noyau et cytoplasme, le suc nucléaire se teignant très progressivement de plus en plus à mesure qu'on se rapproche des extrémités du noyau où il apparaît coloré à l'égal du cytoplasme. Le même phénomène s'observe, bien qu'à un degré moindre, lorsqu'en d'autres endroits la vésicule nucléaire, irrégulière, fait saillie dans le cytoplasme (fig. 493).

Après le strepsitène survient la *syncope chromatique,* dont les premiers signes existent déjà parmi les sporocystes les plus avancés de la récolte d'octobre (fig. 496). En fin janvier, elle atteint son apogée dans la plupart des sporocystes, quoique certains puissent encore présenter des stades attardés (fig. 497). Lorsqu'elle est pleinement réalisée (fig. 498 à 500), on constate que le noyau a encore grossi, et s'est allongé davantage ; les pôles secondaires qu'il pouvait présenter, sans avoir complètement disparu, sont devenus plus rares et aussi moins saillants. Les pôles secondaires, et surtout les principaux, sont le plus souvent garnis d'une accumulation de protoplasme plus ou moins importante ; il n'est pas rare que l'un des pôles principaux, au moins, en soit complètement démuni (fig. 498). La chromatine, à ce moment, est quasi invisible ; on n'observe plus dans la cavité nucléaire, comme formation filamenteuse, qu'un réseau extrêmement ténu, à la fois Feulgen-négatif (fig. 498 et 499) et légèrement plus sidérophile que la caryolymphe (fig. 500) ; ceci peut être une trame appartenant à l'appareil chromatinien, mais aussi un phénomène de coagulation dans le suc nucléaire, comme on l'a observé déjà chez *Delesseria* (cf. p. 551).

Le nucléole ne s'est pas sensiblement transformé, mais à côté de lui est apparu un corps énigmatique (fig. 497) qui a grossi en prenant une forme de larme — ou de massue — parfois courbée, et dont le volume arrive à surpasser largement celui du nucléole lui-même (fig. 498, 499 et 500). Cet organite est Feulgen-négatif ; il est teint par le vert lumière, mais d'une façon moins intense que le nucléole. Sa nature exacte et son rôle dans le noyau sont pour le moment inconnus.

Je n'ai pu disposer du matériel plus âgé nécessaire pour achever cette étude. Mais la description ci-dessus, si incomplète soit-elle, est cependant suffisante pour montrer que, chez cette espèce, la première division du tétrasporocyste est hétérotypique et se déroule conformément au schéma habituel rencontré chez les Floridées ; la méiose y a très vraisemblablement lieu, comme le suggère par ailleurs la comparaison entre nombres chromosomiques des tétrasporophytes et des gamétophytes (cf. p. 531). Elle donne aussi une idée frappante de la longue durée que peut avoir dans certains cas la prophase hétérotypique.

Il serait malgré tout souhaitable que l'examen en soit repris et étendu et, en particulier, que soit éclaircie la destinée du corps énigmatique dont l'équivalent n'a été rencontré dans aucune autre espèce de Floridée.

II. — Les divisions dans les polysporocystes.

Le terme de *polyspores* a été introduit en 1861 par Nägeli pour désigner, chez le *Pleonosporium borreri,* les spores qui se forment en nombre supérieur à quatre dans un même sporocyste.

Depuis cette date, de nombreux autres exemples ont été découverts chez des représentants de l'ordre des Céramiales et chez quelques Rhodyméniales. Westbrook (1930 c) donne la liste des cas observés jusqu'en 1930.

Les polysporocystes n'ont jamais, jusqu'à présent, été observés sur des gamétophytes, mais sur des pieds distincts, ou parfois sur des individus déjà porteurs de tétrasporocystes.

A l'origine, le sporocyste peut être uni- ou plurinucléé. Il est uninucléé chez *Gonimophyllum skottsbergii,* selon Kylin (1924), et plurinucléé chez *Pleonosporium vancouverianum* et *P. squarrosum* (Kylin, 1925), chez *P. borreri* (Miranda, 1931), chez *Spermothamnion snyderae* (Drew, 1937), chez *Coeloseira parva* et *C. compressa* (Hollenberg, 1940).

Nos connaissances sur les cinèses qui préludent à la formation des polyspores sont très réduites.

Chez *Gonimophyllum skottsbergii,* ainsi que chez les *Coeloseira,* toutes les divisions nucléaires sont terminées lorsqu'intervient la segmentation du sporocyste, et à maturité les polyspores définitivement constituées sont souvent groupées autour d'une grosse cellule centrale dont la signification exacte est inconnue.

G.J. Hollenberg (*l.c.*) a observé chez *Coeloseira parva* et *C. compressa* qu'un seul des noyaux originels prenait part à la constitution des spores, alors que les autres dégénéraient. Selon cet auteur, les deux premières divisions de ce noyau privilégié se feraient sans méiose, celle-ci n'ayant lieu qu'au stade de quatre noyaux ; l'argument avancé par Hollenberg est qu'à ce stade la taille des nucléoles est plus forte qu'à aucun autre.

K.M. Drew (1937) est le seul auteur qui ait jusqu'à présent apporté quelque donnée positive sur la question, par une étude caryologique approfondie des polysporocystes de *Spermothamnion snyderae.*

Chez cette espèce, il n'existe pas de tétrasporophytes ; outre les gamétophytes, on ne rencontre que des individus porteurs de polysporocystes. D'emblée, ces organes sont plurinucléés et renferment de 2 *à* 9 *noyaux qui, subissant la méiose,* fournissent de 8 à 36 noyaux petits-fils conduisant à autant de polyspores.

La méiose se déroule, selon Drew, tout comme chez *Spermothamnion turneri* dont l'étude a déjà été faite (Drew 1934) et à laquelle renvoie l'auteur. Toutefois, Drew ne néglige pas d'insister sur le fait que la prophase I est bien hétérotypique ; on y rencontre un appareil chromatinien à l'aspect tout d'abord longuement filamenteux, qui passe à un synizesis ; puis les éléments se raccourcissent, deviennent peu à peu dénombrables et leur nature double ne tarde pas à

se faire jour ; enfin, après une condensation importante, ils parviennent en diacinèse où on en compte 32, nombre qui est celui du stock chromosomique haploïde.

Je n'ai, personnellement, pas eu l'occasion d'étudier des polysporocystes.

III. — Les divisions dans les disporocystes.

Les *dispores* (ou *bispores*) se forment par deux dans des sporocystes (disporocystes) et se rencontrent chez les Céramiacées et les Corallinacées et plus rarement chez des *Acrochaetiales*, des *Gélidiales*, des *Gigartinales*.

Tout comme les polysporocystes, on ne les rencontre jamais sur des gamétophytes, mais sur des pieds distincts, et souvent aussi sur des tétrasporophytes ; on tend à les considérer parfois comme une simple variété de tétrasporocystes.

R. Bauch (1937) s'est appliqué le premier à en faire, chez les Corallinacées qui en présentent de nombreux cas, une étude d'ensemble. Dans celle-ci, il a insisté sur le fait qu'il existe en réalité deux sortes de dispores : les dispores binucléées, produites par des sporocystes ayant subi deux divisions nucléaires successives comme des tétrasporocystes, et d'autre part les dispores uninucléées, dérivant d'un sporocyste n'ayant produit que deux noyaux ; lorsque les deux types existent dans une même espèce, les noyaux du premier type sont sensiblement plus petits que ceux du second. Malheureusement, là s'arrête la partie cytologique du travail de Bauch ; le reste n'est plus qu'une spéculation sur les relations entre les dispores et le cycle des Corallinacées. Ainsi, selon lui, il faut distinguer les espèces à dispores obligatoires, chez lesquelles ces spores sont les seules connues (en dehors, bien entendu, des carpospores) et les espèces à dispores facultatives, qui peuvent être portées par des races distinctes ou bien n'être qu'occasionnelles et alors le plus souvent mêlées à des tétraspores dans le même conceptacle. Les disporocystes seraient le lieu d'une méiose lorsqu'ils sont portés par des sporophytes associés à des gamétophytes dans une même espèce et celle-ci se trouverait ainsi avoir une alternance normale de générations ; au contraire, la formation des dispores se ferait sans réduction chromatique lorsque celles-ci ne sont que facultatives ou bien sont obligatoires mais en l'absence de plantes sexuées. Bauch, enfin, a supposé que les noyaux des dispores binucléées devaient être haploïdes, sans pouvoir se prononcer au sujet de ceux des dispores uninucléées ; toutefois, l'auteur pense que ces derniers devraient être haploïdes également lorsqu'ils voisinent dans la même espèce avec des pieds sexués.

C'est à S. Suneson (1950) que revient le mérite d'avoir apporté, toujours à propos des Corallinacées, des éléments cytologiques positifs à ce problème, par l'étude de deux espèces de *Dermatolithon* (sous le nom de *Lithophyllum*).

Chez *D. litorale* (*sic*), espèce représentée uniquement par des

sporophytes à dispores uninucléées, la division nucléaire dans les sporocystes semble se dérouler d'une façon assez comparable au cas habituel des tétrasporocystes. Au début de la prophase de première (et seule !) division, le noyau présente des granules et des fragments de chromatine qui correspondent peut-être, dit l'auteur, à un « spirème » ; puis cette chromatine disparaît peu à peu presque complètement pendant que noyau et nucléole grandissent beaucoup ; au bout d'un temps, la chromatine réapparaît sous la forme d'éléments en grains ou en bâtonnets qui ne présentent aucun signe d'appariement et sont au nombre d'environ 30, c'est-à-dire équivalent à celui des éléments chromatiques apparaissant au cours des divisions somatiques des mêmes plantes. Suneson conclut à l'absence de méiose dans les disporocystes de cette espèce et à l'absence d'alternance cytologique de phases dans son cycle de développement.

Le cas de *D. corallinae* est plus complexe. Cette espèce est en effet représentée (en Suède) à la fois par des gamétophytes et par des sporophytes produisant soit des dispores uninucléées, soit plus rarement des dispores binucléées, soit encore des tétraspores qui se forment alors dans les mêmes conceptacles que les dispores.

L'examen cytologique de cette espèce a montré à l'auteur que les cellules végétatives des gamétophytes contiennent 16 chromosomes, et 32 celles des sporophytes. Au moment de la première division des sporocystes, qui se déroule comme chez *D. litorale*, on observe la formation de 32 chromosomes non appariés et aussi, dans quelques cas, de 16 gemini bien distincts. Selon Suneson, le premier cas serait réalisé dans les divisions conduisant à des spores uninucléées, qui seraient donc diploïdes, tandis que le second cas correspondrait à une formation de dispores binucléées dont chaque noyau, formé après méiose, serait haploïde.

De ces résultats, ainsi que de la découverte, chez des espèces présentant des gamétophytes, de sporophytes à dispores binucléées ou à tétraspores, rares mais qu'on finit toujours par trouver lorsqu'on les cherche attentivement, Suneson pense pouvoir conclure que, régulièrement, les dispores uninucléées doivent être apoméiotiques et diploïdes, alors que les dispores binucléées doivent toujours être formées avec méiose et contenir des noyaux haploïdes.

Je n'ai pas eu, à mon grand regret, l'occasion d'étudier cytologiquement moi-même des disporocystes.

CHAPITRE IV

Considérations générales

I. — L'appareil chromatinien.

L'étude caryologique des Floridées, indépendamment des obstacles issus d'un traitement histologique souvent difficile, se heurte à de nombreuses difficultés dues à la faible taille des noyaux ; les détails de structure sont d'une finesse telle que, le plus souvent, ils échappent à l'analyse microscopique. Dans un grand nombre de cas, l'évolution des éléments architecturaux ne peut être reconstituée que par une comparaison étroite avec des exemples choisis dans d'autres séries végétales et non à l'aide des seules observations originales. Ainsi, l'étude du noyau des Floridées emprunte plus à la caryologie générale qu'elle ne lui apporte.

La *théorie du chromonema,* quasi universellement adoptée par les écoles cytologiques modernes, a permis notamment de coordonner l'essentiel des observations effectuées au cours de ce travail et relatives à la structure du noyau au repos ainsi qu'aux transformations ana- et catachromasiques.

La distinction entre eu- et hétérochromatine — elle aussi classique, bien qu'elle connaisse depuis quelques années une certaine défaveur — n'a, en revanche, que rarement trouvé à s'appliquer et ceci pour deux raisons. D'une part, parce que les observations morphologiques qui pourraient aider à soutenir une telle hypothèse sont trop incertaines par suite de la très faible taille des éléments. D'autre part et surtout, parce que, dans la très grande majorité des cas rencontrés chez les Floridées, la disparition apparente du matériel chromatique à la catachromase s'explique de façon très plausible par la seule intervention d'une déspiralisation poussée des chromosomes. Il n'est pas inutile, à ce propos, de rappeler certaines expériences de J. Brachet. Cet auteur a montré (1940, 1947) que, chez les Amphibiens, les chromosomes extrêmement décontractés des ovocytes au stade de grand accroissement — stade appelé syncope dans le présent travail — peu ou pas colorables au Feulgen, renferment cependant de la chromatine ; il suffit de la condensation opérée par une centrifugation appropriée pour que les chromosomes présentent à nouveau une réaction Feulgen-positive évidente. Comme le désirait Brachet, ces expériences démontrent bien que l'acide désoxyribonucléique, support des gènes, est un constituant permanent des chro-

mosomes ; mais elles démontrent aussi ce fait, particulièrement important pour les cytologistes, que *la chromatine à l'état finement dispersé peut ne plus être mise en évidence par la réaction de Feulgen,* au moins dans les conditions habituelles de l'application de celle-ci.

A. - L'APPAREIL CHROMATINIEN DANS LE NOYAU AU REPOS.

Nous avons vu (p. 034) que déjà H. von Neuenstein, H. Kylin, puis M. Celan avaient tenté de coordonner les faits connus à leur époque et relatifs à la structure nucléaire des Floridées. Le travail de M. Celan (1941), basé sur la méthode de Feulgen, est le seul dont les résultats puissent être pris en considération. Malheureusement, il s'appuie sur des observations peu nombreuses, et surtout relatives à des noyaux très spécialisés (noyaux de cellules axiales, et noyaux de carposporophytes en voie de développement), de sorte que ses conclusions sont difficilement généralisables.

L'étude personnelle de la question, partiellement retracée plus haut (pp. 488-495) par l'exposé de la condition du noyau somatique chez quinze espèces, permet de tirer des conclusions plus fermes.

Elle permet tout d'abord de confirmer *la présence générale d'un réseau chromatique* chez les Floridées, conclusion à laquelle était déjà parvenue Celan (*loc. cit.*, p. 138). L'emploi de la réaction nucléale de Feulgen permet de lever les doutes qui subsistaient encore à propos de certaines formes (*Dumontia, Nemalion, Lemanea*) à la suite d'observations contradictoires. Même chez *Batrachospermum,* où Kylin (1917) n'avait pu l'apercevoir par suite d'une très faible teneur en chromatine, il a été possible de le déceler dans certains cas (cf. p. 490) (1).

Cette étude permet également de mettre en lumière un caractère négligé jusqu'ici, celui de l'*extrême variabilité de la structure nucléaire* chez les Floridées, et aussi de tenter la comparaison avec ce qu'on sait du noyau au repos dans les autres groupes végétaux.

Ces différents points vont être examinés successivement.

1. - Variabilité de la structure nucléaire chez les Floridées.

a) *Variabilité au sein d'un même individu.*

Il y a là un fait dont l'importance semble avoir échappé jusqu'ici.

La plupart des auteurs n'en soufflent mot. S. Yamanouchi, en dépit de l'étendue et de la précision de ses descriptions (1907, 1921), le néglige. Westbrook ne le mentionne qu'à propos de *Dasya arbuscula* (1935) où les noyaux des cellules initiales renferment un très délicat réseau alors que ceux des cellules âgées présentent des chromocentres nombreux et bien affirmés. Celan (1940) fait à plusieurs reprises des remarques indiquant qu'elle a observé plus ou moins ce phénomène, mais elle ne va pas au-delà.

(1) G. Yamaha et S. Suematsu (1938) ont signalé la présence de granulations Feulgen-positives dans les noyaux de deux espèces de *Batrachospermum.*

Et pourtant, les exemples décrits ci-dessus (pp. 488-495), auxquels il faut ajouter tous les autres observés au cours de ce travail, montrent qu'en aucune plante la structure nucléaire n'est invariable.

Comme on a pu s'en apercevoir, les divers aspects de cette structure semblent pouvoir être mis en parallèle avec les diverses catégories de tissus somatiques les moins spécialisés ; très souvent, en effet, il a été nécessaire de distinguer la structure du noyau dans les tissus adultes et dans la (ou les) cellule initiale, de la structure dans les cellules encore intercinétiques des tissus jeunes.

Ainsi, en règle générale, on constate que, *dans les noyaux des cellules initiales, la chromatine est plus dispersée que dans les noyaux intercinétiques des cellules sous-jacentes* et que *ces derniers, à leur tour, possèdent un appareil chromatinien dans un état moins condensé que celui des noyaux de cellules plus âgées, où les divisions se sont faites plus rares.*

Dans les cellules initiales, cette dispersion de la chromatine est telle que, très souvent, celle-ci passe à l'état apparemment dissous, communiquant alors à l'enchylème une réactivité positive au Feulgen et, après coloration par l'hématoxyline, une légère sidérophilie perceptible à un œil un peu exercé ; des exemples en ont été rencontrés chez *Nemalion* (Pl. I, fig. 15 et 18), *Lemanea* (Pl. II, fig. 37), *Asparagopsis* (Pl. VI, fig. 198). Dans d'autres cas, la chromatine ne cesse pas d'être décelable à l'état d'éléments figurés, mais l'état de ceux-ci n'en traduit pas moins une tendance évidente à la dispersion ; ainsi, chez *Polysiphonia brodiaei*, les chromocentres sont nettement plus nombreux et plus petits (Pl. VIII, fig. 264) que dans les noyaux de cellules plus âgées, tandis que, chez *Heterosiphonia*, le réseau richement chromocentrique du noyau banal (Pl. VII, fig. 236) est réduit, dans les cellules initiales, à des filaments ténus et très faiblement Feulgen-positifs (Pl. VII, fig. 237).

Dans les cellules adultes, il se développe au contraire une tendance manifeste à une condensation de la chromatine ; les parties filamenteuses du réticulum deviennent moins apparentes ou même disparaissent et l'élément chromocentrique devient prépondérant. Ce phénomène est très général, quoiqu'il existe des exceptions, où des noyaux adultes semblent s'appauvrir en chromatine : *Scinaia* (Pl. II, fig. 58), *Heterosiphonia* (Pl. VII, fig. 239), ou bien où les différences entre noyaux intercinétiques et noyaux adultes demeurent très faibles (*Dumontia, Kallymenia, Peyssonelia*).

b) *Variabilité de la structure nucléaire à l'intérieur d'une même espèce.*

Aucune observation effectuée au cours de ce travail n'est en contradiction avec l'idée, jusqu'à présent admise implicitement semble-t-il, que la structure nucléaire est identique d'un individu à l'autre d'une même espèce. Il est bien entendu nécessaire, pour opérer cette comparaison chez les Floridées, de se préserver des erreurs que peut entraîner la variabilité intra-individuelle et pour cela de ne s'adresser qu'à des cellules de situation anatomique identique.

Le problème revêt un intérêt tout particulier lorsque, parmi les espèces dites diplobiontes, on compare les noyaux du tétrasporophyte,

diploïdes, et ceux du gamétophyte qui sont haploïdes. Svedelius (1911, p. 310) avait pensé voir chez *Delesseria* une *différence de dimensions* entre ces deux sortes de noyaux et Mullahy, plus récemment (1952, p. 475) a cru pouvoir se baser sur ce même critère pour distinguer, dans le carposporophyte de *Lemanea,* des noyaux haploïdes et d'autres diploïdes ; cet argument, très incertain, n'a guère connu de faveur et, au cours du présent travail, il n'a pas été possible de constater de telles différences.

Un caractère distinctif beaucoup plus important semble, par contre, pouvoir être tiré de l'appréciation de la *quantité de chromatine* que recèlent les différents noyaux ; et celle-ci est nettement plus considérable dans les noyaux diploïdes que dans les haploïdes. Ce fait ressortait déjà des observations effectuées par différents auteurs sur le nombre des chromocentres présents dans ces deux sortes de noyaux, notamment de Svedelius chez *Delesseria* (*loc. cit.*), de Kylin chez *Rhodomela virgata* (1914), de G. Giraud chez *Plumaria elegans* (comm. pers.). Mes propres observations m'ont montré qu'il pouvait être effectivement mis en évidence chaque fois que les noyaux comparés étaient en situations physiologiques et anatomiques équivalentes et notamment chez la plupart des Céramiales où, les gamétophytes et tétrasporophytes étant semblables et la généalogie cellulaire facile à reconstituer, il est possible de comparer des noyaux de cellules rigoureusement homologues. Ce fait peut aussi être vérifié chez des espèces appartenant à d'autres ordres, comme *Furcellaria fastigiata* où les noyaux corticaux internes adultes des tétrasporophytes (Pl. IV, fig. 133) possèdent sensiblement deux fois plus de chromocentres que ceux des gamétophytes (Pl. IV, fig. 132), ou comme *Lomentaria articulata* (comparer les fig. 173 et 174, Pl. V) bien que la petitesse et le manque de chromaticité des noyaux du gamétophyte ne permette pas d'y suivre d'aussi près ce phénomène, qui semble bien être très général.

c) *Variabilité de la structure nucléaire d'une espèce à l'autre.*

La variabilité de la structure nucléaire d'une espèce à l'autre est indéniable, mais de sérieuses difficultés commencent dès qu'on désire préciser davantage dans cette direction. Il faudrait en effet, avant toute autre chose, définir la structure nucléaire caractéristique de chaque espèce, mais le polymorphisme intra-individuel est un obstacle difficilement surmontable.

On pourrait songer à prendre pour structure-type celle du noyau dont l'appareil chromatinien est le plus condensé, qui paraît être le plus stable et qui se rencontre dans les cellules adultes, déjà éloignées des zones d'activité végétative. Toutefois, il faudrait être assuré que l'état stable est bien atteint, ce qu'on ne peut connaître qu'après une étude de toutes les parties de la plante, même les plus âgées ; il n'est pas dit, non plus, que l'extrême diversité des structures anatomiques des Floridées n'interviennent pas comme facteur supplémentaire de diversification ; l'étude de toutes ces questions demeure à faire et présentement il semble sage de ne pas tenter des généralisations trop hâtives.

Malgré tout, et si elle demeure encore trop limitée pour en décider au niveau du genre et de la famille, l'étendue du présent travail permet

d'affirmer qu'il *n'existe pas, au niveau de l'ordre, de structure nucléaire caractéristique d'un groupe donné.*

2. - Comparaison avec les autres groupes végétaux.

a) *La condition nucléaire dans les autres groupes végétaux.*

L'étude de la structure nucléaire n'a jusqu'à présent fait l'objet de recherches très approfondies que *chez les Phanérogames* et, pendant la première moitié de ce siècle, s'y sont illustrés de nombreux chercheurs appartenant aux écoles allemande, autrichienne, belge et française : R. Buvat, P. Dangeard, C. Delay, E. Doulat, J. Doutreligne, A. Eichhorn, R.J. Gautheret, L. Geitler, V. Grégoire, A. Guilliermond, H. Hamel, E. Heitz, R. de Litardière, P. Martens, G. Tischler, pour ne citer que les principaux. La thèse de C. Delay (1947) peut être considérée comme une harmonieuse synthèse venue couronner tous ces efforts.

Alors que la plupart des caryologistes admettaient une opposition entre les deux types nucléaires couramment rencontrés, le type réticulé et le type euchromocentrique, C. Delay a montré qu'en réalité ce dernier n'était pas aussi distinct qu'on le supposait et qu'il se raccordait, par des types structuraux intermédiaires, au type réticulé, cette dernière dénomination recouvrant en fait plusieurs structures différentes.

L'auteur a été ainsi amené à distinguer les types structuraux suivants :

1° Noyaux euréticulés ; la cavité nucléaire est encombrée de filaments chromatiques très abondants, qui sont les chromonemas complètement déroulés et demeurés très colorables ; les chromocentres sont rares ; les filaments, distincts en principe, peuvent parfois paraître anastomosés de façon secondaire et revêtir l'aspect d'un réseau.

2° Noyaux réticulés ; caractérisés également par des chromocentres rares et des filaments occupant toute la cavité nucléaire, mais toutefois en quantité beaucoup moindre que dans le type précédent.

3° Noyaux semi-réticulés ; les chromocentres sont nombreux (mais cependant jamais en nombre supérieur à celui des chromosomes) et ils voisinent avec des parties filamenteuses donnant l'apparence d'un réseau.

4° Noyaux aréticulés ; les éléments filamenteux sont totalement absents, la chromatine est sous forme de masses en nombre inférieur ou égal à celui des chromosomes, les *euchromocentres* des auteurs classiques.

5° Enfin, une structure en marge de la classification précédente, et aberrante semble-t-il, se rencontre chez certains végétaux (*Pinus, Psilotum*) où le noyau contient des chromocentres granuleux en nombre très supérieur à celui des chromosomes et des formations filamenteuses très réduites ou absentes.

Dans l'esprit de l'auteur, ces types ne sont pas immuables ; ce sont de simples repères dans une série continue, car toutes les transitions existent entre eux (ou tout au moins entre les quatre premiers).

Dans chaque espèce, le type nucléaire est constant et n'est pas altéré par les quelques variations qui peuvent se produire, telles que la coalescence de chromocentres, la catachromase tardive de certains chromocentres, ou l'augmentation endomitotique de la quantité de chromatine ; il peut donc servir à caractériser l'espèce.

Selon C. Delay, ces différentes structures sont conditionnées à la fois par la taille des chromosomes et par l'intensité de la déspiralisation chromonématique à la télophase. Ainsi, les chromosomes longs produisent, au cours de la catachromase, d'abondants chromonemas demeurant très chromatiques et qui sont à l'origine des noyaux euréticulés et réticulés, tandis que généralement les chromosomes courts n'engendrent que des noyaux semi-réticulés ou aréticulés. En outre, et selon les différentes modalités de la déspiralisation, les chromosomes peuvent fournir, soit des chromonemas à la suite d'une déspiralisation complète, chromonemas constituant les filaments du réseau et pouvant demeurer plus ou moins colorables, soit des chromocentres, lorsque certaines portions n'ont que peu, ou pas, été atteintes par ce phénomène ; le plus souvent, ce sont les parties proximales (c'est-à-dire les régions centromériques) des chromosomes qui demeurent spiralisées et constituent les chromocentres.

En ce qui concerne les Cryptogames, il n'existe pas d'étude comparable à celle de C. Delay. Toutefois, nous savons qu'on peut y rencontrer des structures nucléaires variées.

C'est le cas en particulier chez les **Cryptogames vasculaires,** où on observe, chez les Filicales notamment (de Litardière, 1921), des espèces à noyaux euchromocentriques et d'autres à noyaux réticulés ; les structures sont également très variées chez les Lycopodiales (C. Delay, 1941).

Chez les **Bryophytes,** on a principalement affaire à des noyaux réticulés.

Sur les **Champignons,** on ne possède de données d'ensemble que chez les Ascomycètes et les Basidiomycètes, surtout à la suite des travaux de P. Heim (1952 et 1954) ; dans l'un et l'autre groupe, cet auteur a montré que la structure nucléaire était essentiellement fonction de la taille des noyaux, les chromosomes fournissant des chromocentres (en nombre proche de celui des chromosomes) et des éléments filamenteux qui se développent au détriment les uns des autres, ces derniers prédominant dans les noyaux les plus gros alors que dans les plus petits l'appareil chromatinien est surtout représenté par des chromocentres.

En ce qui concerne les **Algues (Chlorophycées et Phéophycées),** les données sont rares et presque toutes obtenues à l'aide de colorations à l'hématoxyline, technique fort peu sûre pour ce genre de recherches sur un matériel délicat.

Toutefois, la plupart des recherches sur les Chlorophycées s'accordent pour y reconnaître presque toujours un noyau réticulé chromocentrique avec, semble-t-il, des chromocentres petits et en nombre largement supérieur à celui des chromosomes, notamment chez les *Cladophoracées* et *Acrosiphoniacées* (S. Jónsson, 1962). Quelques études avec la méthode de Feulgen m'ont montré qu'il en est effectivement

ainsi chez *Codium fragile* (Suringar) Hariot, *Siphonocladus pusillus* (Kütz) Hauck, *Valonia utricularis* (Roth) C. Agardh, *Ostreobium quekettii* Bornet et Flahault, *Chaetomorpha aerea* (Dillwyn) Kützing, mais qu'en revanche d'autres espèces (*Blastophysa rhizopus* Reinke, *Derbesia lamourouxii* (J. Ag.) Solier) possèdent des noyaux aréticulés, où la chromatine n'existe qu'à l'état de granules chromatiques compacts en nombre limité ; ces derniers représentent sans doute des euchromocentres et la question mériterait d'être approfondie.

Chez les Phéophycées, seules les Fucales ont fait l'objet de recherches nucléaires à l'aide de la réaction nucléale. K. Roy (1939) et M. Naylor (1958) ont ainsi montré que se rencontrent surtout dans ce groupe des noyaux réticulés à chromocentres (à chromocentres collectifs chez *Halidrys :* Naylor, op. cit.), mais qu'il existait aussi, à côté de ceux-ci, des noyaux dépourvus de chromocentres, en particulier dans le genre *Cystoseira.* Utilisant la même technique, j'ai pu moi-même reconnaître une structure réticulée à petits et nombreux chromocentres (beaucoup plus nombreux que les chromosomes) chez les espèces suivantes : *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux, *Sporochnus pedunculatus* (Hudson) C. Ag., *Laminaria digitata* (Linné) Lamouroux, *Petrospongium berkeleyi* (Greville) Naegeli.

b) *Les types de structure nucléaire chez les Floridées.*

On a constaté combien la structure nucléaire des Floridées pouvait être variable. Ceci amène à rechercher, parmi le grand nombre des structures observées, celles qui, par leur fréquence et leurs caractères aisément descriptibles, sont susceptibles de constituer des types morphologiques utilisables comme points de repère. On en arrive ainsi à procéder comme l'a fait Delay et à reconnaître, chez les Floridées, la présence de types structuraux qui, en première approximation et pour un certain nombre d'entre eux tout au moins, sont assimilables à ceux qui ont été définis par cet auteur chez les Phanérogames.

Il est en effet possible de retrouver chez les Algues rouges les types structuraux euréticulé, semi-réticulé et aréticulé.

Les *noyaux euréticulés,* à cavité envahie par un très dense peloton de filaments dépourvus en principe de chromocentres, se rencontrent en particulier chez *Nemalion helminthoides* (p. 489 et Pl. I, fig. 13 et 14), et dans les cellules sous-apicales de *Bonnemaisonia hamifera* (Pl. VI, fig. 190). Certains noyaux de *Lemanea* (Pl. II, fig. 39) appartiennent peut-être à la catégorie voisine, distinguée par Delay, des *noyaux réticulés,* qui est caractérisée par une moindre abondance de filaments réticulaires ; toutefois, il est difficile de prétendre à une distinction si subtile dans le cas de noyaux d'aussi faible dimension.

Les *noyaux semi-réticulés,* à réseau supportant des chromocentres en nombre inférieur ou égal à celui des chromosomes, comme il en existe de nombreux cas chez les Angiospermes, ont été trouvés chez *Kallymenia reniformis* (Pl. IV, fig. 124), chez diverses espèces de *Lomentaria* (Pl. V, fig. 173, 174, 179, 181), ainsi que chez *Delesseria sanguinea* (Pl. VII, fig. 222).

Le type semi-réticulé des Gymnospermes et de *Psilotum,* différent du précédent par la présence de chromocentres en nombre beaucoup plus grand que celui des chromosomes, se rencontre, comme on l'a

vu déjà, chez les Algues vertes et brunes. Chez les Floridées, c'est un des types les plus fréquents ; dans quelques cas, les éléments réticulaires sont extrêmement réduits (*Ceramium rubrum*, p. 495 et Pl. VI, fig. 211 à 213 ; *Calliblepharis lanceolata* Pl. VIII, fig. 283 et 284), mais ceci est rare, et le plus souvent, au contraire, les parties filamenteuses sont abondamment représentées, comme on peut le voir chez *Rhodothamniella floridula* (p. 488 et Pl. I, fig. 1 à 6), *Corallina officinalis* (p. 506 et Pl. III, fig. 100), *Rhodymenia palmata* (p. 492 et Pl. V, fig. 160), *Bonnemaisonia hamifera* (p. 493 et Pl. VI, fig. 191).

Les *noyaux aréticulés*, enfin, caractérisés par l'absence de formations filamenteuses et la présence d'euchromocentres en nombre inférieur ou égal à celui des chromosomes, existent dans les cellules adultes de *Peyssonelia squamaria* (p. 491 et Pl. IV, fig. 113), de *Furcellaria fastigiata* (p. 491 et Pl. IV, fig. 132 et 133), de *Polysiphonia brodiaei* (p. 495 et Pl. VIII, fig. 266).

Mais là ne s'arrête pas la liste des types nucléaires possibles chez les Floridées. On peut, en effet, rencontrer dans ce groupe un quatrième type structural, qui ne semble pas exister chez les autres végétaux, au moins chez les Phanérogames. Ce type nucléaire inédit est caractérisé par l'absence totale d'éléments figurés de nature chromatique ; la caryolymphe est optiquement vide mais présente une réactivité positive, souvent assez vive, à la réaction nucléale. De tels noyaux, qui peuvent être désignés comme *noyaux aréticulés achromocentriques*, peuvent être assez fréquemment observés, notamment chez *Nemalion helminthoides* (Pl. I, fig. 15 et 18), *Lemanea rigida* (Pl. II, fig. 37), *Furcellaria fastigiata* (Pl. IV, fig. 130 et 131), *Rhodymenia palmata* (Pl. V, fig. 154 et 155), *Asparagopsis armata* (Pl. VI, fig. 198), etc.

c) *L'originalité nucléaire des Floridées.*

Si, du point de vue de l'organisation nucléaire, les Floridées doivent être distinguées du reste des végétaux, ce ne peut être par l'existence de types structuraux inédits. Comme on vient de le voir, en effet, tous les types nucléaires des Phanérogames s'y retrouvent. Quant au type aréticulé achromocentrique, qui semble leur être particulier, son importance ne doit pas être exagérée ; il ne s'oppose pas aux précédents mais s'y raccorde par enchaînement, comme on le verra bientôt.

Ce qui constitue en réalité l'originalité des Floridées, c'est bien plutôt *la variabilité considérable de la structure nucléaire au sein du même individu*. Alors que, chez les Phanérogames par exemple, le type nucléaire est sensiblement constant à l'intérieur d'une même espèce — et *a fortiori* d'un même individu — au point de constituer une caractéristique spécifique, les Floridées permettent d'observer, chez un même individu, plusieurs types nucléaires très différents et que l'opinion courante tend à considérer comme exclusifs l'un de l'autre. Ainsi, on peut rencontrer, dans des cellules situées côte à côte, des noyaux aréticulés achromocentriques et des noyaux réticulés, comme c'est le cas chez *Lemanea rigida* (Pl. II, fig. 38) par exemple ; chez certaines espèces (*Peyssonelia squamaria, Polysiphonia brodiaei*), les noyaux des cellules apicales sont réticulés tandis que les noyaux adultes appartiennent au type aréticulé ; chez *Nemalion helminthoides*,

la complexité est plus grande encore, puisque dans les cellules initiales les noyaux sont aréticulés achromocentriques (Pl. I, fig. 15 et 18), euréticulés dans les cellules un peu plus âgées (Pl. I, fig. 13, 14 et 17), et semi-réticulés à très nombreux chromocentres dans les cellules adultes (Pl. I, fig. 16).

Il faut remarquer toutefois que cette variabilité est malgré tout limitée et n'est pas anarchique ; en règle très générale, dans une même espèce le type nucléaire se révèle constant pour un type cellulaire donné lorsqu'on passe d'un individu à un autre et en particulier d'un gamétophyte à un sporophyte.

3. - Interprétation des structures nucléaires des Floridées.

Par une étude approfondie des prophases et des télophases chez un certain nombre de Phanérogames, Delay a pu observer en détail le mécanisme intime de la mutation du réseau et des chromocentres en chromosomes et réciproquement, et fonder, sur ces observations, une interprétation chromonématique des structures nucléaires, laquelle a été brièvement résumée ci-dessus (pp. 576-577).

Il aurait été très souhaitable, au cours du présent travail, de conduire les investigations d'une façon semblable. La chose a été tentée, mais s'est avérée impossible ; sur ce point, plus qu'ailleurs encore peut-être, on se heurte en effet aux très dures conditions de l'étude nucléaire des Rhodophycées, sur lesquelles il a été insisté au début de ce chapitre. Par suite des très petites dimensions des éléments, il n'a été, à aucun moment, possible d'observer, par exemple, des filaments se dégageant distinctement d'un chromosome télophasique, ou même de suivre la destinée d'un chromosome déterminé.

Les observations n'ont pu être que grossières (à l'échelle du chromosome) et globales et il faut bien avouer ici que l'assimilation des types nucléaires des Floridées à ceux des Phanérogames, qui a été proposée plus haut, ne découle pas d'une étude approfondie de chacun d'eux, mais se base essentiellement sur des similitudes d'aspects.

A plus forte raison, il n'est pas possible de proposer des différentes structures une interprétation originale. Toutefois, il n'existe pas d'objections à admettre que, tout comme chez les Phanérogames, les types nucléaires des Floridées peuvent s'expliquer par une décontraction plus ou moins poussée des chromonemas ; ceux-ci, selon les cas, fournissent soit des éléments massifs où la spiralisation demeure intense, euchromocentres et chromocentres (ces derniers indépendants ou réunis par des filaments chromatiques), soit des éléments filamenteux dont l'aspect est celui d'un réseau, par suite de figures d'anastomoses très certainement secondaires mais facilitées par les nombreuses occasions de contact dans des noyaux de petites dimensions ; ainsi, suivant les modalités de la catachromase, se constituent les types euréticulé, semi-réticulé et aréticulé.

L'interprétation du type nucléaire aréticulé achromocentrique, jusqu'à présent particulier aux seules Floridées, nous retiendra un peu plus longuement.

Il faut remarquer tout d'abord que l'existence d'un fonds nucléaire

Feulgen-positif n'est pas inconnu chez les autres végétaux ; il est assez courant chez les Phanérogames (voir en particulier C. Delay, 1940) et existe aussi chez les Ascomycètes (P. Heim, 1952, Pl. I, et 1954, Pl. IV), mais toujours la chromatine apparemment dissoute est accompagnée d'éléments figurés de nature également chromatique, le plus souvent sous la forme d'euchromocentres. Les caryologistes, bien qu'ayant fréquemment signalé le fait, ne se sont pas avancés à en proposer une explication.

Deux hypothèses viennent à l'esprit : ou bien la chromatine est à l'état dissous dans la caryolymphe, ayant abandonné les charpentes chromonématiques ; ou bien elle est demeurée en place mais ces mêmes charpentes, par une extrême déspiralisation, ont entraîné son extrême dispersion, ce qui donne l'illusion d'une continuité.

La première de ces hypothèses, bien que d'une grande simplicité, doit être abandonnée ; l'idée d'une séparation, même partielle, entre les corpuscules chromatiques supports de l'information génétique, d'une part, et d'autre part la trame protéique des chromonemas, est en effet en flagrante contradiction avec tous les faits bien établis et qui sont en faveur d'une permanence des chromosomes pendant l'interphase (1).

La seconde hypothèse mérite davantage qu'on s'y arrête ; elle peut en effet recevoir l'appui d'arguments tirés tant des acquisitions de la caryologie générale que de l'étude des Floridées elles-mêmes.

Déjà, on sait que des chromonemas supportant de l'ADN sont présents dans les noyaux interphasiques sans pour cela être décelables par les méthodes habituelles de coloration ; B. Rodkiewicz et M.J. Olszewska (1962) en ont récemment administré une preuve supplémentaire, à l'aide d'incorporation de précurseurs marqués. On sait aussi, depuis l'expérience de Brachet sur les ovocytes centrifugés (cf. p. 572), qu'au cours d'une déspiralisation poussée des chromosomes, la chromatine peut atteindre une extrême dispersion, au point de devenir indécelable, bien que toujours positive à la réaction nucléale. Enfin, l'étude du *Polysiphonia brodiaei* (cf. p. 495) nous a montré, côte à côte, des noyaux intercinétiques réticulés dont les plus gros possèdent un enchylème incolore (Pl. VIII, fig. 264) et les plus petits un enchylème Feulgen positif (Pl. VIII, fig. 265) ; ceci, en vertu de ce qu'enseigne l'expérience de Brachet, conduit à admettre que l'enchylème de ces deux noyaux contient également de la chromatine très dispersée, qui ne devient perceptible qu'après avoir atteint une certaine densité à la suite d'une réduction de la dimension nucléaire.

Il n'y a donc pas d'obstacle sérieux à considérer ce type nucléaire comme *issu d'une décontraction extrêmement poussée de toutes les parties de tous les chromosomes,* dans un noyau relativement riche en chromatine. Le même processus en œuvre chez un noyau très pauvre en chromatine doit aboutir à une figure totalement Feulgen-négative ; telle serait l'explication pour les noyaux complètement achromatiques rencontrés chez *Batrachospermum* (cf. p. 490).

---

(1) On a pu montrer que des acides désoxyribonucléiques (sous une forme Feulgen-négative) se rencontraient, dans certains cas, dans le cytoplasme lui-même (voir en particulier M. Durand, 1961). Ces résultats sont toutefois relatifs à des objets trop particuliers pour être généralisables et il a paru préférable de ne pas les utiliser ici.

Un autre problème important est celui de *l'interprétation de la variabilité intra-individuelle de la structure nucléaire des Floridées.*

Mettre cette variabilité en parallèle avec l'archaïsme qu'on se plaît à reconnaître d'ordinaire aux Rhodophycées, par opposition au cas des plantes supérieures où la constance intraspécifique du type nucléaire pourrait être considérée comme la marque d'une évolution plus poussée, est davantage une figure de style qu'une explication ; d'ailleurs, il est aisé de montrer qu'au sein des Floridées elles-mêmes, la structure nucléaire est tout aussi variable dans les groupes les plus évolués (Céramiales et Bonnemaisoniales) que dans les plus archaïques (Némalionales *s. str.*).

On peut envisager une explication plus positive faisant intervenir l'activité physiologique de la cellule dans ses rapports avec le noyau. On a en effet pu montrer (dans le cas des « anneaux de Balbiani » des chromosomes géants de Diptères, par exemple) qu'une activité physiologique intense, en rapport avec une région déterminée d'un chromosome, peut s'accompagner, au niveau de celle-ci, d'une déspiralisation extrême (« puffing ») de l'appareil chromatinien. En extrapolant, il devient possible d'admettre que le noyau d'une cellule physiologiquement active possède en principe un appareil chromatinien dont les éléments sont beaucoup moins condensés que dans celui d'une cellule d'activité réduite, et *vice versa.*

Cette hypothèse permettrait d'expliquer pourquoi les noyaux des cellules des régions apicales, qui sont le siège d'une intense synthèse de matière vivante, sont en règle générale pourvus d'un appareil chromatinien très déspiralisé. Mais elle ne peut cependant rendre compte de certains faits particuliers, tels que celui qui est représenté par la fig. 38 (Pl. II) et qui est fréquent chez *Lemanea :* à un même niveau, situé à peu de distance de l'apex des cladomes, on rencontre côte à côte des noyaux placés dans des conditions identiques ; pourtant, les uns sont à structure euréticulée (ou réticulée) tandis que les autres sont à structure aréticulée achromocentrique.

Un autre facteur peut être aussi invoqué, celui de la place disponible. P. Heim a montré (1952 et 1954) que tel était bien le facteur prépondérant dans la structure nucléaire des Asco- et Basidiomycètes, où, pendant l'interphase, les chromosomes donnent naissance à des chromocentres développés et de rares filaments si le noyau est petit, tandis que les chromocentres se réduisent aux dépens d'un réseau abondant s'il est de plus grande taille.

Des faits d'observation semblent effectivement démontrer l'intervention d'un tel facteur chez les Floridées. Par exemple, dans le cas du *Lemanea* évoqué plus haut, on constate que régulièrement le noyau à enchylème Feulgen-positif (interprétable, on l'a vu, comme le résultat d'une déspiralisation extrême de l'appareil chromatinien) est de plus grande taille que les noyaux adjacents où la chromatine est en réseau net. Un autre exemple se rencontre chez *Bonnemaisonia hamifera* (Pl. IV, fig. 190), ainsi que chez *Asparagopsis armata* (fig. 198 et 199), où les cellules apicales possèdent un gros noyau à caryolymphe positive tandis que celui des cellules sub-apicales, plus petit, possède un réseau distinct.

Toutefois, il est aussi des cas où les faits sont en contradiction

avec cette hypothèse, lorsque les noyaux de deux cellules très voisines et en état physiologique apparemment identique, sont, l'un petit avec enchylème Feulgen-positif homogène, l'autre plus gros et à réseau caractérisé. Ceci se rencontre en particulier chez *Furcellaria fastigiata* (Pl. IV, fig. 129 et 130) et *Polysiphonia brodiaei* (Pl. VIII, fig. 264 et 265).

Il semble difficile, dans l'état actuel de nos connaissances tout au moins, de mettre cette variabilité en rapport avec d'autres facteurs. A ce propos, il est bon de noter que la *taille des chromosomes,* qui intervient comme un facteur déterminant de la structure nucléaire des Phanérogames (Delay, 1947, p. 145), doit être ici mise hors de cause, un même complément pouvant, à quelques cellules d'intervalle dans un même individu, engendrer des types nucléaires extrêmement divers.

On en est donc réduit à constater l'étonnante plasticité de l'appareil chromatinien du noyau au repos, sans pouvoir déceler les raisons, apparentes ou profondes, des variations possibles.

B. - L'APPAREIL CHROMATINIEN PENDANT LA MITOSE SOMATIQUE.

1. - La prophase.

Il ne fait actuellement plus de doute que les chromosomes dérivent du seul réseau, ou des euchromocentres.

Si ce point doit être réaffirmé ici, c'est qu'il s'est trouvé, jusqu'à une époque relativement récente, des auteurs pour prétendre que, chez certaines Floridées, la chromatine provient du nucléole (Wolfe, 1904 ; Lewis, 1909 ; Mathias, 1928 ; Mullahy, 1952) ; on a vu, dans la partie descriptive du présent travail, que leurs résultats sont catégoriquement infirmés par les observations effectuées après emploi de la réaction nucléale de Feulgen, par Westbrook (1930 a) et moi-même.

Ces travaux étant rejetés, peut-on dire que la prophase mitotique présente, dans la série des Floridées, une unité de déroulement ?

Drew (1934), étudiant *Spermothamnion repens,* aboutit à cette conclusion que les chromosomes se forment par épaississement et simple fragmentation du réseau. Mais pour tous les autres auteurs, les phénomènes anachromatiques passent par un stade au moins où la chromatine se présente à l'état granulaire ; et dans tous leurs travaux, la description de la prophase peut se résumer par cette phrase qu'on retrouve chez beaucoup : « les granules de chromatine grossissent pendant que leur nombre diminue, tandis que les filaments du réseau s'estompent ».

Cette description laconique correspond, comme j'ai pu m'en rendre compte, à une réalité certaine. Toutefois, il est assez souvent possible, à l'aide des techniques modernes, de serrer cette réalité de plus près que ne l'ont fait les premiers caryologistes, qui ne disposaient que de préparations à l'hématoxyline. Ainsi, il semble qu'on puisse, chez

la plupart des espèces, distinguer trois périodes dans l'élaboration des chromosomes.

a) Tout d'abord, et comme l'ont remarqué bien des auteurs anciens, il se produit, en même temps qu'une augmentation de taille du noyau, un accroissement de sa chromaticité, ce qui se traduit par des faits différents selon le type nucléaire au départ.

Si, dans le noyau, toute la chromatine était à l'état de filaments (structure euréticulée), le début de la prophase se manifeste par une apparition de granules, en général à leurs intersections apparentes (*Nemalion,* Pl. I, fig. 19 ; *Dumontia,* Pl. III, fig. 90 et 91). Si le réseau présentait déjà des chromocentres, ceux-ci grossissent et deviennent plus intensément colorables et souvent même leur nombre s'accroît (*Scinaia,* Pl. II, fig. 59 et 60 ; *Kallymenia,* Pl. IV, fig. 125 ; *Gracilaria,* Pl. V, fig. 147 et 148 ; *Falkenbergia,* Pl. VI, fig. 209). Si l'appareil chromatinien était à l'état de chromocentres libres entre eux (*Ceramium,* Pl. VI, fig. 214), des anastomoses apparaissent et les réunissent. Enfin, si l'enchylème était homogène et Feulgen-positif (structure aréticulée achromocentrique), il apparaît dans celui-ci des centres de condensation du matériel chromatique, soit granules groupés plus ou moins en chapelets (*Gelidium,* Pl. III, fig. 76), soit masses chromatiques à contours imprécis (*Asparagopsis,* Pl. VI, fig. 203).

b) Dans un second temps, on assiste en principe à une individualisation plus ou moins nette d'éléments chromatiques distincts.

Ceux-ci se présentent ordinairement comme des chaînettes de granulations chromatiques, souvent finement et régulièrement moniliformes, ainsi que les ont vues Yamanouchi (1907), Svedelius (1911), Westbrook (1935, chez *Dasya arbuscula*), et qu'elles ont été observées dans le présent travail chez *Rhodothamniella* (Pl. I, fig. 7), *Rhodymenia* (Pl. V, fig. 161 et 162), *Ceramium* (Pl. VI, fig. 215), *Polysiphonia* (Pl. VIII, fig. 267) ; d'autres fois, les dimensions des granulations de chromatine sont beaucoup plus diverses et l'architecture des éléments plus grossière ; en raison du nombre presque toujours élevé des chromosomes, ces éléments ne sont ordinairement bien distincts que dans la zone superficielle de la cavité nucléaire : *Corallina,* Pl. III, fig. 101 ; *Peyssonelia,* Pl. IV, fig. 115 ; *Gracilaria,* Pl. V, fig. 149 ; *Calliblepharis,* Pl. VIII, fig. 286 ; *Cystoclonium,* Pl. X, fig. 344, etc.

L'élaboration de ces éléments se fait bien entendu à partir du réseau chromocentrique qui existait déjà à l'état quiescent, ou qui est apparu au cours du début de la prophase ; elle se déroule d'une façon très variable d'une espèce à l'autre. La condensation peut être très rapide et alors ces édifices deviennent très tôt distincts les uns des autres, ou bien elle est plus lente et plus irrégulière et alors leur délimitation demeure longtemps incertaine, jusqu'à ce que la spiralisation se soit enfin emparée des dernières connections interchromocentriques.

Ces éléments sont les chromosomes eux-mêmes, comme l'attestent leur destinée et le fait qu'on peut parfois, dans des cas particulièrement favorables, vérifier qu'ils sont en nombre égal à celui des chromosomes (Yamanouchi, 1906, et ci-dessus : *Nemalion,* p. 489, et Pl. I, fig. 22).

c) Enfin, les chromosomes acquièrent leur forme parfaite.

Ceci se fait par une condensation de plus en plus poussée de toutes les parties des chromosomes, si bien que les isthmes disparaissent, que les granules s'accolent de proche en proche ; les chromosomes, à ce moment, présentent souvent un aspect toruleux (Pl. I, fig. 8 ; Pl. IV, fig. 139 ; Pl. V, fig. 164 ; Pl. VI, fig. 216 ; Pl. VIII, fig. 270). Ces irrégularités disparaissent enfin et les bords s'égalisent tandis que les éléments eux-mêmes subissent un très fort raccourcissement.

Pendant cette dernière phase, les chromosomes, qui sont alors d'une seule pièce et donc parvenus à un état de condensation extrêmement poussé, s'atténuent assez fréquemment à une de leurs extrémités en un prolongement filiforme très ténu (Pl. II, fig. 61 ; Pl. III, fig. 102 et 105 ; Pl. IV, fig. 119 et 139 ; Pl. VI, fig. 194 ; Pl. VIII, fig. 270). Cet appendice, qui semble n'avoir été remarqué jusqu'à présent que par Yamanouchi, est colorable par l'hématoxyline et par la méthode de Feulgen ; il représente une portion du chromonema encore non atteinte par la spiralisation et correspond très vraisemblablement à l'extrémité distale du chromosome.

Parvenus à leur forme définitive en fin de prophase — mais parfois aussi seulement en métaphase (*Rhodothamniella, Pterocladia, Asparagopsis*) — les chromosomes apparaissent presque toujours dépourvus de fissuration longitudinale qui n'a pu être observée que chez *Rhodymenia* (Pl. V, fig. 166) et chez *Rhodomela* et *Laurencia* (cf. p. 524).

2. - La métaphase et l'anaphase.

Il n'y a que peu à dire de l'appareil chromatinien au cours de ces deux stades.

Les chromosomes de type court se disposent tout entiers dans le plan équatorial ; les chromosomes de type long, dont les extrémités doivent se recourber vers les pôles, sont des cas exceptionnels (*Rhodothamniella,* Pl. I, fig. 10 à 12). En outre, quel que soit le cas, les chromosomes présentent une tendance toujours très marquée à se tasser les uns contre les autres sur les plaques métaphasiques ; celles-ci deviennent ainsi impossibles à déchiffrer, aussi bien en vue polaire qu'en vue latérale.

La disjonction anaphasique est le plus souvent immédiate et, sauf exceptions très rares, les chromosomes de chaque stock-fils se déplacent en bloc vers les pôles.

3. - La télophase.

Cette phase semble toujours, chez les Floridées, se dérouler très rapidement ; les images en sont rares et, surtout, de très petites dimensions : le détail en est presque toujours indéchiffrable. Certaines figures exceptionnellement favorables montrent toutefois que la catachromase est plus rapide à l'extrémité distale que dans la partie proximale des chromosomes, comme c'est le cas général chez les végétaux (Pl. III, fig. 99 ; Pl. V, fig. 153 et 170).

C. - L'APPAREIL CHROMATINIEN PENDANT LES DIVISIONS DANS LES SPOROCYSTES.

1. - Constance, chez les Floridées, du caractère hétérotypique de la division I des sporocystes.

Ainsi que l'ont montré la plupart des travaux caryologiques relatifs aux sporocystes des Floridées, la première division qui a lieu dans ceux-ci est hétérotypique. Or cette règle, valable pour la généralité des tétrasporocystes, l'est aussi pour d'autres cas plus particuliers.

On sait qu'une telle forme de division nucléaire est d'ordinaire caractéristique de l'existence d'une réduction chromatique. Or, elle existe même dans les sporocystes où cette dernière n'a pas lieu : dans les tétrasporocystes de *Rhodymenia palmata* comme on peut le prouver (Magne, 1959, et ci-dessous, p. 598) ; dans ceux de *Lomentaria orcadensis* (cf. p. 598) où sans doute il n'y a pas méiose ; sans doute aussi dans les sporocystes à bispores uninucléées de *Lithophyllum litorale* et *L. corallinae* comme le pense S. Suneson (1950), bien que cet auteur avoue n'avoir pu observer clairement le « spirème ».

Une division hétérotypique se rencontre également dans les sporocystes qui sont d'emblée plurinucléés. Ainsi en est-il chez *Nitophyllum punctatum* d'après N. Svedelius (1914) et d'après les observations originales consignées plus haut (p. 552) ; tous les noyaux du tétrasporocyste entament une division hétérotypique mais un seul l'achève, tandis que les autres dégénèrent. Dans les polysporocystes de *Spermothamnion snyderae,* tous les noyaux commencent et achèvent cette division hétérotypique (K.M. Drew, 1937).

Les observations antérieures contraires à une telle règle doivent être considérées comme erronées. La plupart de ces observations sont en effet en rapport avec le désir, chez leurs auteurs, de prouver une participation du nucléole à l'édification des chromosomes. Beaucoup de ces travaux ont été réfutés ; dès 1916, Kylin contestait les conclusions de Lewis (1909) relatives à la division dans les tétrasporocystes de *Griffithsia,* et, en 1937, Drew celles de Schussnig et Odle (1927) sur *Spermothamnion ;* ni Kylin (1923) ni Westbrook (1935) n'ont retrouvé chez *Delesseria* le comportement particulier des chromosomes décrit par Svedelius (1911) ; enfin Westbrook (1930 a et 1935), employant pour la première fois la réaction nucléale de Feulgen dans l'étude caryologique des Algues rouges, a pu rectifier un certain nombre de méprises contenues dans les travaux de Schussnig et Jahoda (1928), Petersen (1928), Mathias (1928) et Dammann (1930).

Moi-même, également à l'aide de la méthode de Feulgen, j'ai pu montrer, dans le cours du présent travail, qu'on ne pouvait accepter les résultats de l'étude de *Wrangelia penicillata* effectuée par Schussnig et Jahoda (1928), ni les interprétations de Svedelius relatives à *Delesseria* (1911) et à *Lomentaria orcadensis* (1937), et en outre que

des figures hétérotypiques existaient bien chez *Chondrus crispus* où Westbrook (1928) n'avait pu les mettre en évidence.

On peut donc conclure à une uniformité du déroulement de la prophase de première division des sporocystes. Cette conclusion était déjà celle de Westbrook en 1935, à propos des seuls tétrasporocystes, et ceci bien que l'auteur n'ait pu observer de « spirèmes » caractéristiques chez un certain nombre d'espèces (*Callithamnion brachiatum, Corallina officinalis, Brongniartella byssoides, Dasya arbuscula, Lomentaria clavellosa*) à chromosomes particulièrement courts ou à noyaux très peu chromatiques.

Les présentes recherches ont montré que cette opinion était parfaitement justifiée et qu'en particulier les stades hétérotypiques filamenteux existent réellement chez *Lomentaria clavellosa* et chez *Corallina officinalis*.

2. - Évolution nucléaire pendant les divisions dans les sporocystes.

a. *Prophase I.*

Le début de cette division se manifeste par l'apparition, dans la cavité nucléaire, d'*éléments filamenteux* très longs, contrastant avec l'aspect le plus courant des prophases végétatives (et non de toutes, comme l'a pensé Westbrook), où ne se voient que des formations granulaires. Comme on le sait, les premiers caryologistes ont pensé y voir un seul filament, le *spirème,* qui par la suite se scinderait transversalement pour donner les chromosomes ; on sait aussi que cette interprétation, assez rapidement réfutée, a été bientôt abandonnée par la caryologie classique. Elle s'est perpétuée au contraire chez les Rhodophycées, accompagnée du terme de spirème, jusqu'à une époque très tardive, puisque K.M. Drew (1934, p. 155) la considère encore comme valable. M.A. Westbrook a également employé le terme de spirème, mais seulement comme un mot commode pour désigner l'aspect filamenteux de l'appareil chromatinien en début de prophase, n'impliquant pas l'existence d'un unique filament (1935, p. 568, note 2). L'emploi de ce terme est à proscrire, même avec le sens modifié que lui accordait Westbrook.

Au cours de la prophase hétérotypique, ces éléments chromatiques filamenteux contractent des rapports mutuels et en outre subissent une évolution morphologique profonde au cours de laquelle on peut reconnaître plusieurs *stades,* bien connus de la cytologie traditionnelle sous des dénominations universellement employées.

Ces stades se rencontrent couramment chez les Floridées. Ils vont être décrits ici et désignés par les termes classiques de *leptotène, zygotène, pachytène, diplotène* et *diacinèse,* bien que ceux-ci ne soient pas exempts de toute critique, comme l'a montré A. Eichhorn (1952).

Leptotène.

Ce stade, souvent d'observation difficile chez les végétaux supérieurs (Eichhorn, 1952), l'est encore plus chez les Floridées.

Bien peu d'auteurs en font une mention expresse ; il a toutefois été clairement observé par Yamanouchi (1907), par K.M. Drew chez *Spermothamnion turneri* (1934), par C.S.P. Rao chez *Polyides* (1956), ainsi que, à l'état de synizesis par M.S. Balakrishnan chez *Melobesia* (1947) et *Grateloupia* (1949).

Moi-même, je ne l'ai qu'assez rarement rencontré. Il est difficile à déceler chez de nombreuses espèces à noyaux faiblement chromatiques et où les sporocystes jeunes ne se distinguent pas des cellules végétatives environnantes ; et même dans les espèces plus favorables, il se montre fort rare, ce qui est peut-être dû à une certaine brièveté. Ordinairement, les anses chromatiques s'affaissent les unes sur les autres dans la cavité nucléaire et c'est surtout cette figure de synizesis qui a été rencontrée, notamment chez *Polysiphonia* (Pl. XI, fig. 360 et 361), *Wrangelia* (Pl. XII, fig. 386 et 387) et *Lomentaria clavellosa* (Pl. XV, fig. 449). L'aspect de ce stade avec filaments non contractés a cependant été clairement vu chez *Rhodymenia* (Pl. XIV, fig. 419 et 420).

Zygotène.

Du peloton contracté de l'état synizésitique, les filaments chromatiques se dégagent et se trouvent alors appariés ; ce caractère est souvent très apparent et on peut en observer de nombreuses figures très démonstratives, par exemple chez *Polysiphonia* (Pl. XI, fig. 362), *Griffithsia* (Pl. XII, fig. 379), *Lomentaria orcadensis* (Pl. XVI, fig. 457). Après un temps passé ainsi, certains segments homologues des filaments appariés en viennent à se souder, c'est l'amorce du pachytène.

Pachytène.

Alors que ce stade n'a pas encore atteint sa pleine réalisation, on rencontre fréquemment des cordons déjà notablement épais et qui par endroits, soit aux extrémités, soit en des points quelconques de leur partie moyenne, sont encore d'une nature double évidente, témoins d'une syndèse encore incomplète ; des exemples de ceci peuvent être relevés sur les fig. 401 (Pl. XIII), 423 (Pl. XIV) et 468 (Pl. XVI).

Les filaments chromatiques, jusqu'alors demeurés moniliformes chez une grande partie des espèces, acquièrent un diamètre constant sur toute leur longueur à partir de ce moment. Ils sont devenus notablement plus épais qu'auparavant et aussi notablement plus courts ; on en aperçoit fréquemment les extrémités et il en résulte une simplification de la figure nucléaire qui devient plus aisément déchiffrable. Il n'est toutefois pas possible encore de dénombrer ces éléments. Très fréquemment, leurs extrémités sont dirigées vers un même point de la membrane nucléaire, tandis que le reste se déploie à travers la cavité, sous forme d'anses disposées souvent parallèlement les unes aux autres ; c'est là le « *stade bouquet* » dont les Rhodophycées offrent de très nombreux exemples : fig. 363 (Pl. XI), 394 (Pl. XII), 424 (Pl. XIV), 438 et 451 (Pl. XV), 459 et 476 (Pl. XVI). Enfin, lorsque le pachytène est pleinement réalisé, les cordons chromatiques du pachynema ne présentent jamais de traces d'une suture longitudinale comme on en constate fréquemment chez les plantes supérieures et qui est l'indice de l'origine double de chacun d'eux.

Le stade pachytène, très facilement repérable, est un de ceux qui ont été représentés le plus souvent et même, à la lecture de certains ouvrages, tels que ceux de Kylin (1916 a et 1916 b) et de Westbrook (1928 et 1935), il apparaît que c'est d'ordinaire au pachytène que doivent être rapportés les stades désignés sous le nom de « spirème ».

A la fin du pachytène, les filaments subissent, comme à la fin du leptotène, une contraction, peut-être moins intense que la première, mais toujours évidente et très vraisemblablement constante ; ce second synizesis a été observé par de nombreux auteurs et au cours de ce travail il en a été rencontré de beaux exemples, dont certains sont représentés par les fig. 364 et 365 (Pl. XI), 381 et 396 (Pl. XII), 425 (Pl. XIV) et 477 (Pl. XVI).

Diplotène.

Après cette phase de reploiement sur elles-mêmes, les anses chromatiques réoccupent toute la cavité nucléaire.

Chez les plantes supérieures, les filaments du diplonema sont en principe groupés par paires (d'où le nom de diplotène), et, dans chacune de celles-ci, les conjoints sont tordus mutuellement à la façon d'une tresse (aspect strepsitène) ; en outre, chacun d'eux est fissuré longitudinalement, si bien qu'on a affaire en réalité à des groupes de quatre éléments.

Chez les Floridées, les conditions sont un peu différentes.

Tout d'abord, la fissuration des cordons chromatiques semble bien ne pas exister ou tout au moins être extrêmement rare. Austin (1960) serait le seul à l'avoir observée, et encore les figures avancées comme preuves ne sont-elles pas réellement convaincantes, comme il a été dit déjà p. 560. Au cours du présent travail, il n'a jamais été possible de déceler une telle particularité, malgré l'étude attentive de nombreux stades diploténiques chez des espèces où les éléments chromatiques sont d'une taille *a priori* suffisante pour laisser apparaître ce détail, notamment chez des Céramiales et chez *Rhodymenia palmata ;* notons que Westbrook (1928) a recherché sans succès cette fissuration au diplotène chez cette même espèce.

Ensuite, l'aspect *strepsitène* lui-même est d'une observation peu aisée, car il ne parvient jamais à son plein développement. A lui, en effet, se superpose le curieux phénomène de la *syncope chromatique,* qui tend à ramener l'appareil chromatinien tout entier à un état comparable à celui du repos.

Cette syncope — dont l'étude détaillée va être abordée un peu plus loin — intervient dans le cours du diplotène ou bien à son début, parfois même dès le relèvement de la seconde contraction, de telle sorte que le strepsitène est escamoté, sinon dans ses effets, au moins sous son aspect habituel. Lorsqu'elle ne se manifeste pas trop tôt, on peut en observer des aspects de début, dont on trouvera de bonnes figures dans les travaux de Westbrook (1928, Pl. II, fig. 36 et 37 ; 1935, Pl. XVII, fig. 39 et 47 et Pl. XVIII, fig. 71 et 91), de Drew (1934, Pl. XII, fig. 14), de Rao (1956, fig. G) et d'Austin (1960, Pl. I, fig. 6, 7, 8 et 9, et fig. 2 e dans le texte), ce dernier ayant pu faire une très belle étude des bivalents de *Furcellaria fastigiata ;* on

trouvera aussi des illustrations correspondantes à ce stade dans le présent travail (Pl. XI, fig. 366 et 367 ; Pl. XIV, fig. 426 ; Pl. XV, fig. 439 ; Pl. XVI, fig. 469 et 478 ; Pl. XVII, fig. 493 à 495).

Lorsque cesse la syncope chromatique, on constate que les édifices chromatiniens reparaissent en se reconstituant progressivement à partir de lambeaux filamenteux de chromatine qui avaient subsisté, ou bien qui apparaissent eux-mêmes à ce moment. On constate également que les chromosomes composant ces édifices se retrouvent appariés avec, dans chaque paire, les rapports mutuels qu'ils avaient contractés antérieurement à la syncope.

Diacinèse.

Les gemini ne tardent pas à prendre des aspects plus condensés et les enjambements qui n'ont pas encore été résorbés apparaissent de façon évidente, donnant aux bivalents des formes tout à fait caractéristiques en croix, en tenaille, en anneaux, en V ou en Y, etc. Ceci a été figuré par Drew (1934, Pl. XII, fig. 15 et 16, et 1937, Pl. XXI, fig. 4), par Westbrook (1935, Pl. XVII, fig. 36 et 51) et par Rao (1956, fig. 5 F), ainsi que dans le présent travail (Pl. XII, fig. 392 ; Pl. XIII, fig. 408 ; Pl. XV, fig. 433).

Puis la condensation s'accentue, les bivalents se raccourcissent intensément et s'épaississent, prenant l'aspect de masses compactes, quadratiques et anguleuses, le plus souvent isodiamétriques ; on peut encore reconnaître parfois, chez quelques-uns d'entre eux, la persistance de formes caractéristiques (Pl. XII, fig. 98). Hormis leurs dimensions nettement plus élevées, ces bivalents ne se distinguent guère des chromosomes somatiques correspondants que par leur forme plus anguleuse ; la ligne d'accolement des constituants de chaque paire, détail parfois très apparent (Pl. XI, fig. 372 ; Pl. XIII, fig. 411), n'est pas toujours visible.

b. *Métaphase I*

A la fin de la prophase hétérotypique, les bivalents amorcent un mouvement vers le centre du noyau, pendant que le nucléole se dissout rapidement et que s'évanouit la membrane nucléaire ; une grande partie de la caryolymphe est dispersée et, dans l'aire nucléaire, ainsi très réduite, les bivalents se disposent en plaque tandis qu'apparaît le fuseau, parfois en connection avec des structures polaires.

L'étude des plaques équatoriales se révèle souvent aussi rebutante en métaphase I qu'en mitose. Le plus fréquemment, en effet, les bivalents sont extrêmement tassés les uns contre les autres, d'où des plaques massives comme les ont observées Westbrook chez *Stenogramme* (1928, fig. 4 b) et Balakrishnan chez *Grateloupia* (1949, fig. 15), et comme elles se sont présentées ici chez *Polysiphonia* (Pl. XI, fig. 374 et 375), chez *Rhodymenia* (Pl. XV, fig. 435), chez *Lomentaria articulata* (Pl. XV, fig. 445) et chez *Chondrus crispus* (Pl. XVII, fig. 486). Dans certains cas cependant, le tassement est moindre et les bivalents, plus ou moins distincts les uns des autres, laissent apercevoir leur structure ; on peut ainsi constater que les uns sont losangiques, d'autres plus ou moins étirés selon l'axe du fuseau, tous caractères qui donnent à penser que les chromosomes possèdent des

centromètres définis, en position médiane ou sub-terminale, et que les bivalents sont co-orientés. Déjà Davis (1898, fig. 8) avait représenté une telle situation chez *Corallina officinalis*, ce qui a été retrouvé au cours du présent travail (Pl. XVI, fig. 472) et observé également chez *Delesseria* (Pl. XII, fig. 413).

c. *Anaphase I et télophase I.*

Ces deux phases ne présentent guère de traits remarquables. En *anaphase*, les constituants de chaque bivalent se séparent, parfois presque tous ensemble (Pl. XV, fig. 436 et 446), parfois de façon très échelonnée (Pl. XVI, fig. 465), ce qui tient vraisemblablement à des modalités dans la rupture des adhérences des derniers enjambements.

Les stocks chromosomiques frères, une fois parvenus aux pôles, subissent une *télophase* typique (fig. 376, Pl. XI ; Pl. XII, fig. 399 ; Pl. XIII, fig. 414 ; Pl. XVI, fig. 466) les amenant à l'état de noyaux au repos très souvent après une catachromase très poussée (Pl. XI, fig. 377 ; Pl. XIV, fig. 415 et 416 ; Pl. XV, fig. 437 et 447).

d. *Division II.*

La division suivante, qui a été observée chez plusieurs espèces, ne présente aucun trait qui la différencie d'une mitose somatique ordinaire. Elle est, comme il vient d'être dit, séparée de la division hétérotypique par un stade de repos bien marqué, qui a toujours été observé au cours de ce travail ainsi qu'au cours des études précédentes. Le seul avis discordant à ce sujet est celui de Yamanouchi (1906). Selon cet auteur, en effet, et chez *Polysiphonia flexicaulis*, la première division nucléaire des tétrasporocystes ne se terminerait pas par une télophase ; les deux groupes de chromosomes issus de l'anaphase I se disposeraient, sans aucune transformation préalable, en métaphase II ; en outre, les chromosomes subiraient dès l'anaphase I une disjonction de leurs chromatides constitutives en chromosomes-fils. Un tel processus n'a été retrouvé chez aucune des espèces de *Polysiphonia* étudiées depuis : *P. platycarpa* (Iyengar et Balakrishan, 1950), *P. brodiaei* et *P. elongata* (moi-même : cf. p. 540), et il semble raisonnable de négliger ce point des conclusions de Yamanouchi, au moins jusqu'à ce qu'une nouvelle étude du *P. flexicaulis* ait été entreprise.

En conclusion, cette revue générale du déroulement des phénomènes chromatiques de la division des sporocystes confirme la valeur des conclusions déjà formulées plus haut, à savoir que *ce déroulement s'effectue avec une remarquable constance chez les Floridées* et que d'autre part, *en ce qui concerne plus particulièrement la première division, ce déroulement est hétérotypique et ne diffère en rien d'essentiel des divisions hétérotypiques observées ailleurs.*

3. - Deux traits remarquables de la prophase hétérotypique : les figures de contraction (synizesis) et la syncope chromatique.

a. *Les figures de synizesis.*

Elles se placent, chez les Rhodophycées comme chez les autres groupes végétaux, à la fin du leptotène et d'autre part en fin de

pachytène. Elles ont été observées — la seconde surtout — par la grande majorité des auteurs, qui les considèrent comme un des aspects propres à la prophase hétérotypique, à l'exception de Austin (1960) pour qui ces figures ne sont que des artefacts, dus à la présence de formol dans certains fixateurs. Ainsi, au sujet des Floridées s'affrontent les deux opinions pour lesquelles les cytologistes se sont opposés et s'opposent encore, relativement à ces stades d'interprétation délicate.

Les observations qui ont été faites à leur sujet pendant la préparation du présent ouvrage conduisent à penser que ces figures ne sont pas des artefacts. Elles se rencontrent chez toutes les espèces et toujours aux mêmes endroits du cycle prophasique, se raccordant aux stades qui les précèdent ou leur succèdent par des aspects de transition ; enfin, leur présence est indépendante de la composition du fixateur employé et en particulier il n'a pu être constaté une liaison avec la présence du formol dans celui-ci. Il semble plus logique d'admettre que les stades de synizesis sont, chez les Floridées, des stades normaux dans l'évolution chromatique de la prophase hétérotypique, rejoignant en cela l'opinion de certains caryologistes spécialistes de plantes supérieures, en particulier A. Eichhorn et son école.

Pour A. Eichhorn (1950, 1952), les synizesis seraient des stades inhérents à la prophase hétérotypique ; au cours de ceux-ci, les filaments chromatiques destinés à s'apparier verraient leur rapprochement facilité et en sortiraient effectivement appariés ; les filaments en présence au leptotène seraient alors, non pas des chromosomes, mais des chromatides, et les chromosomes ne seraient constitués que par l'accolement de celles-ci, se produisant au zygotène puis au pachytène ; les filaments pachyténiques — chromosomes et non bivalents — s'apparieraient enfin après la seconde contraction qui aurait eu pour effet de les rapprocher.

Cette ingénieuse et séduisante théorie, qui présente le grand intérêt d'offrir une explication cohérente du mécanisme de la prophase hétérotypique et de bien des points demeurés jusqu'alors obscurs, ne pourrait être radicalement prouvée que par le dénombrement des filaments chromatiques aux différents stades de la prophase ; or cela s'est avéré jusqu'à présent impossible chez les plantes supérieures, même dans les cas de très faibles nombres chromosomiques.

On ne peut espérer parvenir à ces dénombrements décisifs chez les Floridées, où les conditions d'observation sont particulièrement ingrates, mais le déroulement de la division hétérotypique, chez les représentants de ce groupe, n'infirme en rien la conception de A. Eichhorn et même se trouve assez en accord avec cette dernière, au point d'apporter un commencement de preuve en sa faveur. On est frappé, en effet, de ce que les cordons pachyténiques, tout comme les éléments mutuellement associés dans les bivalents du strepsitène, ne présentent jamais de fissuration longitudinale. On est alors fort tenté de penser que les seconds sont identiques aux premiers et que, comme le veut la nouvelle théorie, les bivalents strepsiténiques résultent d'un appariement des éléments du pachynema. Certes, cette identité ne peut constituer à elle seule une preuve, mais le fait demeure fort troublant malgré tout, surtout lorsqu'on sait que, chez les plantes supérieures aussi, les deux sortes d'éléments sont très souvent d'aspect identique et, cette fois, fissurés.

b. *La syncope chromatique.*

Déjà (Magne, 1956) j'ai été amené à décrire, au moins brièvement, ce phénomène qui se rencontre pendant la prophase hétérotypique chez un grand nombre d'êtres vivants.

La *syncope chromatique* n'est, en effet, pas limitée aux Floridées.

C'est un phénomène courant dans le règne animal, où il se rencontre au cours de la première division de maturation des ovocytes, et parfois aussi des spermatocytes. Moins répandu parmi les Végétaux, il existe pourtant chez d'assez nombreuses espèces de Cormophytes (voir en particulier G. Tischler, 1951, p. 432), ainsi que chez des Phéophycées (*Dictyota :* J.L. Williams, 1904 ; *Padina :* P.W. Carter, 1927 ; *Pylaiella :* M. Knight, 1923 ; *Dictyota et Padina :* K. Kumagae, S. Inoh et T. Nishibayashi, 1960).

Chez les Rhodophycées, c'est un phénomène particulièrement frappant ; malgré cela, la plupart des auteurs du début de ce siècle ne l'ont pas observé ou bien n'en soufflent mot ; H. Kylin (1916 a) est le premier à figurer ce stade, qu'il attribue à une fixation défectueuse. Il faut attendre M.A. Westbrook (1928, 1935) pour une bonne description et une interprétation claire de la syncope (appelée « diffuse-stage ») qui, depuis, a été retrouvée chez toutes les espèces étudiées. On peut, sans grande crainte d'erreur, affirmer que ce phénomène est constant chez les Floridées.

L'évolution chromatique caractérisant ce phénomène a été déjà brièvement décrite.

L'entrée en syncope se manifeste parfois dès la fin du pachytène, et la seconde contraction, qui se place à ce moment, s'achève alors avec une partie au moins de ses éléments chromatiques déjà très altérés (Pl. XII, fig. 396). Mais le plus souvent, c'est pendant le cours du strepsitène et souvent au début de ce stade, que s'installe ce phénomène (Pl. XI, fig. 366 et 367 ; Pl. XIII, fig. 403 ; Pl. XVI, fig. 470 ; Pl. XVII, fig. 496).

Dès le début, la catachromase est intense et se manifeste de deux façons. Chez *Griffithsia, Delesseria* et *Lomentaria,* elle n'attaque tout d'abord les édifices chromatiques qu'en des endroits espacés où la chromatine se convertit en filaments ténus, tandis que les parties non atteintes subsistent sous forme de grains encore densément colorables ; très vite, il ne devient plus possible de suivre individuellement les chromosomes, l'appareil chromatinien étant redevenu un réseau porteur de nombreux granules (Pl. XII, fig. 382 ; Pl. XIII, fig. 403 ; Pl. XV, fig. 440 ; Pl. XVI, fig. 460), ou même un ensemble de granules apparemment indépendants (Pl. XV, fig. 452). Chez d'autres algues (*Polysiphonia, Wrangelia, Rhodymenia*), la déspiralisation se fait au contraire sentir également sur toute la longueur des chromosomes, qui conservent ainsi encore pendant un temps leur individualité, soit qu'ils s'amincissent (Pl. XI, fig. 366 et 367 ; Pl. XIV, fig. 427 et 428 ; Pl. XVI, fig. 479 ; Pl. XVII, fig. 497), soit que leur substance devienne moins intensément colorable (Pl. XII, fig. 390).

Dans une seconde étape, la catachromase s'amplifie, tandis que le grandissement nucléaire, déjà bien avancé, fait des progrès spectaculaires. La chromatine qui était jusque-là à l'état granulaire évolue le plus souvent vers l'état filamenteux (comparer les fig. 403 et 404,

Pl. XII, et 452 et 453, Pl. XV), alors que celle qui était demeurée filamenteuse, ou bien persiste dans cet état (*Wrangelia*, Pl. XII, fig. 391 ; *Delesseria*, Pl. XIII, fig. 405), ou bien se résout à son tour en filaments plus ténus supportant des granules et formant des élémens indépendants (*Polysiphonia*, Pl. XI, fig. 369) ou bien apparemment réunis en réseau (*Rhodymenia*, Pl. XIV, fig. 429).

Au terme de cette évolution, l'appareil chromatinien se trouve intensément décontracté, dans une cavité nucléaire devenue souvent énorme si on la compare à celle du même noyau au début de la prophase. L'aspect de l'image nucléaire, à ce moment, varie d'une espèce à l'autre et on peut, d'après ce caractère, répartir les algues en trois catégories.

Dans une première catégorie, le noyau parvenu à l'apogée de la syncope est d'une taille encore assez peu éloignée de celle du début de prophase : la chromatine y prend la forme d'un réseau à chromocentres analogue à celui du noyau au repos ; un bon exemple de ce cas, assez rare, se rencontre chez *Rhodymenia palmata* (Pl. XIV, fig. 429).

Les représentants de la seconde catégorie montrent des noyaux dont la taille s'est accrue davantage et dans lesquels la chromatine est à l'état plus dispersé ; ordinairement sous une forme distinctement filamenteuse, plus rarement moniliforme avec grains très petits, elle constitue des éléments indépendants qu'il faut considérer très vraisemblablement comme les bivalents eux-mêmes. Un tel type de structure a été rencontré fréquemment, en particulier chez *Polysiphonia* (Pl. XI, fig. 369), *Wrangelia* (Pl. XII, fig. 391), *Antithamnion* (Pl. XII, fig. 397), *Delesseria* (Pl. XIII, fig. 405), *Lomentaria orcadensis* (Pl. XVI, fig. 461).

Chez les noyaux de la troisième catégorie, l'accroissement de taille est démesuré et, dans la cavité nucléaire devenue monstrueuse, il n'existe plus aucune trace de chromatine décelable. Ceci a été observé chez *Nitophyllum*, *Griffithsia* (Pl. XII, fig. 384), *Lomentaria articulata* (Pl. XV, fig. 442) et *L. clavellosa* (Pl. XV, fig. 454), *Chondrus* (Pl. XVI, fig. 480 et 481) et *Dilsea* (Pl. XVII, fig. 498, 499 et 500).

La classification ici proposée ne tient compte que des résultats apportés par les présentes recherches et obtenus essentiellement par l'emploi de la méthode de Feulgen, la seule qui permette actuellement de mettre en évidence des structures chromatiniennes très ténues.

Les travaux anciens, exécutés à l'hématoxyline, ne fournissent en effet pas de documents suffisamment sûrs pour être pris en considération ; ce n'est d'ailleurs que depuis M.A. Westbrook (1935) que l'attention a été attirée sur ce stade particulier, et que les auteurs le mentionnent (Drew, 1943 ; Balakrishnan, 1947 ; Iyengar et Balakrishnan, 1950 ; Suneson, 1950 ; Rao, 1956 ; Austin, 1960), mais toujours trop brièvement pour qu'il soit possible de comprendre quel est l'état exact atteint par l'appareil chromatinien au maximum de développement de la syncope. Les seuls documents utilisables demeurent ceux qu'apporte Westbrook (*op. cit.*), et d'après lesquels on pourrait rattacher à la seconde catégorie les algues suivantes : *Brongniartella byssoides*, *Rhodomela confervoides*, *Laurencia hybrida* et *L. pinnatifida*, ainsi que *Chondria tenuissima*, tandis que *Dasya arbuscula*, *Ceramium flabelligerum* et *Callithamnion tetragonum* var. *brachiatum* appartiendraient à la troisième.

La question se pose de savoir quel est, à ce moment, l'état des bivalents ; ceux-ci ont subi, en effet, une dégradation catachromasique extrêmement poussée.

Dans le cas des noyaux de la seconde catégorie, l'hypothèse a déjà été avancée, plus haut, que les structures visibles correspondraient aux bivalents eux-mêmes. Cette hypothèse, qui s'appuie sur celle, très générale, de la permanence des chromosomes dans le noyau au repos, est en réalité très difficile à prouver. Il n'est pas possible de retrouver la forme des bivalents, ni même leur nombre ; tout dénombrement, en effet, se révèle, à l'expérience, impossible, tant il est difficile de suivre de l'œil en profondeur et de délimiter ces éléments dont les ramifications s'étendent dans tous les sens et s'intriquent.

Les noyaux de la première catégorie, à réseau apparemment continu, peuvent être interprétés de la même manière que les noyaux quiescents de type réticulé : les chromosomes (ici à l'état de bivalents) sont déspiralisés et les chromonemas, répandus en tous sens dans la caryolymphe, simulent un réticulum ; imaginons une cavité nucléaire beaucoup moins volumineuse, ou bien des édifices chromatiques peu encombrants (or, chez *Rhodymenia palmata*, exemple-type de cette catégorie, les chromosomes sont en réalité de dimensions relativement fortes), ces derniers apparaîtront séparés, donnant ainsi une structure qui est celle de la seconde catégorie.

En ce qui concerne, enfin, la troisième catégorie, aucune structure colorable au Feulgen n'est perceptible dans la cavité nucléaire.

On peut cependant observer parfois, à ce stade, des filaments extrêmement ténus disposés en réseau dans tout le suc nucléaire et qui sont colorables par l'hématoxyline (cf. Pl. XII, fig. 384, et Pl. XVII, fig. 500) et parfois même par le vert lumière (cf. Pl. XVI, fig. 480, et Pl. XVI, fig. 498 et 499), mais toujours Feulgen-négatifs ; ils ont été aussi figurés par Westbrook (1935, fig. 79 et 84). Ces filaments ne sont certainement pas des chromonemas, car on peut les observer pendant toute la fin de la prophase, jusqu'en diacinèse, alors que les bivalents sont entièrement reconstitués ; ils correspondent vraisemblablement à des figures de coagulation du suc nucléaire, sans aucun rapport avec l'appareil chromatinien.

La forme sous laquelle passe la chromatine qui disparaît à l'œil pendant cette période pose un problème difficile. On peut penser qu'elle s'est tout entière transformée en une substance à réaction Feulgen-négative ; ceci équivaut presque à admettre que la totalité de l'appareil chromatinien serait fait d'euchromatine, ce que l'étude du noyau quiescent des mêmes espèces ne confirme pas. On peut aussi admettre l'intervention d'une déspiralisation tellement poussée que la chromatine, sans pour cela perdre sa colorabilité, est amenée à un état si ténu que les éléments qu'elle constitue demeurent impossibles à mettre en évidence par les techniques employées. Nous avons vu plus haut (p. 572) que tel est bien le cas, en effet, au cours de la syncope chez les ovocytes animaux, comme l'a démontré J. Brachet (1940).

Après un certain temps, la syncope chromatique cesse et fait place à un renouveau anachromatique. Chez *Rhodymenia*, où un réseau a subsisté, on croirait assister à une prophase somatique au cours de laquelle, selon une expression coutumière, « les granules de chromatine grossissent et diminuent en nombre, tandis que les filaments du réseau disparaissent », au moins en partie (Pl. XIV et XV, fig. 430

à 432). Ainsi, par des coalescences de granules de plus en plus poussées, les gemini diacinétiques s'élaborent.

Dans le type où les bivalents ont persisté, les lambeaux de filaments qui les représentaient se convertissent rapidement en édifices trapus et formés, au début tout au moins, d'une substance hétérogène, inégalement colorable (Pl. XI, fig. 370 et 371 ; Pl. XIII, fig. 406) ; leur contour est souvent étoilé, avec des prolongements effilés.

Dans les noyaux à caryolymphe optiquement vide, enfin, les bivalents réapparaissent sous forme de plages à contours souvent étoilés là aussi, et généralement très pâles.

Par la suite, dans ce dernier type de noyau comme dans le précédent, les bivalents subissent une condensation progressive au cours de laquelle leur substance devient homogène et densément colorable, tandis que leur forme se régularise et s'achemine peu à peu vers celle d'éléments trapus caractéristiques de la diacinèse.

La durée du phénomène, comparée à celle des autres phases de la division, est très longue. Ceci explique la grande fréquence des figures correspondantes, que plusieurs auteurs ont confondues avec des images anté-prophasiques.

Dans certains cas, il est possible de se faire une idée de cette durée. En voici deux exemples.

Chez *Chondria dasyphylla,* espèce annuelle à développement rapide, les conditions sont telles qu'on peut songer à rapporter la durée de la syncope à la croissance du cladome qui se poursuit pendant le même temps. En effet, les tétrasporocystes s'individualisent régulièrement au voisinage de l'apex du cladome, puis mûrissent sans entraver la croissance de celui-ci, si bien qu'en direction basipète on rencontre des sporocystes de plus en plus âgés et que les images nucléaires caractéristiques des différents stades de la division sont à des distances constantes de l'apex ; la distance qui sépare les images de deux stades donnés correspond donc à la croissance qui s'effectue pendant le temps qui sépare ceux-ci. Ainsi, sur du matériel récolté en juillet à Roscoff, j'ai pu montrer (Magne, 1956) que chez cette espèce la durée de la syncope correspondait à une croissance d'environ 100 µ, c'est-à-dire à plus de la moitié de la durée de la totalité des deux divisions nucléaires du sporocyste, qui correspond sensiblement à une croissance de 185 µ.

Chez *Dilsea carnosa,* les conditions sont très différentes ; la plante est pérennante et la formation des tétraspores, très lente, n'est pas accompagnée d'une croissance végétative sensible ; on ne peut donc, comme dans l'exemple précédent, rapporter les durées à cette dernière. En revanche, la formation des tétraspores étant synchrone dans toutes les populations d'une même région géographique, comme cela a été dit plus haut (p. 567), il devient possible, par l'examen de prélèvements échelonnés, de suivre celle-ci avec quelque précision. Sans avoir pu exécuter entièrement ce programme (l'espèce n'étant accessible que par marées de grande vive-eau), j'ai constaté cependant que la syncope, débutant dans le courant d'octobre, n'était encore pas terminée à la fin de janvier (cf. p. 584).

Le déterminisme de la syncope n'a pas encore, semble-t-il, reçu d'interprétation acceptable.

Dans la plupart des traités importants de cytologie, le phénomène est cité et décrit, mais le problème de son déterminisme est chaque fois éludé. C.D. Darlington (1937, p. 95) pense que ce « stade diffus » doit être déterminé par les conditions particulières de croissance de la cellule et du noyau à ce moment de la division.

Pour M.A. Westbrook (1928, 1935), qui n'a envisagé que le cas des Rhodophycées, le « stade diffus » est en rapport avec les synthèses cytoplasmiques et le déroulement de la prophase ne reprend que lorsque les plastes et les réserves ont commencé à s'accumuler (1935, p. 578). Cette opinion ne peut être maintenue, à la suite d'observations que j'ai pu faire sur l'évolution des substances de réserve chez un certain nombre d'espèces. Ainsi, chez *Rhodymenia palmata,* les premières écailles d'amidon n'apparaissent pas dans les sporocystes dès la fin de la syncope, mais seulement beaucoup plus tard, au moment de la métaphase II ; en outre, chez certaines espèces, les sporocystes sont littéralement bourrés d'amidon avant même le début de la prophase I : *Chondrus, Dilsea,* et aussi *Furcellaria* (selon A.P. Austin, 1960).

De mon côté, j'ai déjà avancé l'hypothèse (Magne, 1956) d'une présence de substances mito-inhibitrices dans les tétrasporocystes au moment de la syncope, ces substances pouvant être des produits intermédiaires du métabolisme dont la résorption ultérieure permettrait la poursuite des phénomènes chromatiniens.

Afin d'étayer cette hypothèse, des extraits à l'éther ont été préparés à partir de frondes stériles et de sores de tétrasporocystes de *Rhodymenia palmata,* et testés à l'aide d'œufs de Fucacées en cours de segmentation. Les essais ont effectivement révélé l'existence d'un pouvoir mitostatique chez les extraits, mais seulement dans des conditions étroitement parallèles à celles des expériences de G .Blaauw-Jansen (1954) ; de sorte qu'il a fallu attribuer ce pouvoir, selon toute vraisemblance, à des substances dérivées des chlorophylles, substances qu'on rencontre d'ailleurs chez des algues en absence de syncope chromatique (E.G. Jorgensen, 1962) ; les recherches dans ce sens ont été abandonnées.

4. - Méiose et apoméiose.

L'étude caryologique des tétrasporocystes (et organes homologues) des Floridées mène à cette conclusion que, toujours, la première division est hétérotypique.

Doit-on en inférer que ces organes sont toujours le siège d'une méiose ?

Adopter une telle conclusion serait aller contre l'opinion classique, et semble-t-il pleine de sagesse, selon laquelle les tétraspores peuvent dans certains cas se former sans intervention d'une méiose, notamment lorsque l'espèce n'est représentée que par des tétrasporophytes, ou, à la rigueur, seulement par des tétrasporophytes et des gamétophytes d'un seul sexe, comme c'est le cas chez *Rhodymenia palmata* par exemple.

De nombreuses espèces, diplobiontes en principe, posséderaient

ainsi en réalité un cycle de développement incomplet ; mais, jusqu'à présent, trois d'entre elles seulement ont fait l'objet de recherches caryologiques.

1) Chez *Lomentaria orcadensis,* selon N. Svedelius (1937), les divisions nucléaires dans les tétrasporocystes seraient d'un type tout à fait spécial. J'ai montré (p. 557, et Pl. XVI, fig. 457 à 464) qu'en réalité ces divisions s'effectuaient selon un processus normal et que la prophase I était indéniablement hétérotypique ; j'ai pu, en outre, apporter une explication vraisemblable à l'interprétation erronée de Svedelius.

Y a-t-il, à ce moment, réduction numérique des chromosomes ? Svedelius (op. cit.) pense avoir démontré que non, mais on peut difficilement prendre en considération son travail dans lequel des inclusions nucléolaires ont été confondues avec les chromosomes. De mon côté, je n'ai malheureusement pas pu parvenir à une certitude sur ce point, car il m'a été impossible de compter le nombre des chromosomes présents dans les parties végétatives des tétrasporophytes.

Il faut donc réserver le cas de cette espèce, jusqu'à plus ample information.

2) Chez *Dermatolithon litorale,* examiné par S. Suneson (1950 ; et cf. ci-dessus p. 570), il y a bien absence de méiose au cours de la formation des dispores, comme l'attestent les numérations chromosomiques ; mais l'auteur ne peut affirmer que la prophase I soit hétérotypique.

3) Chez *Rhodymenia palmata,* enfin, M.A. Westbrook (1928) a montré, dans une étude très précise mais malheureusement incomplète, que la prophase I des tétrasporocystes est indiscutablement hétérotypique et a conclu à l'existence d'une méiose.

J'ai repris moi-même l'examen cytologique de cette espèce, ce qui m'a amené à confirmer dans tous ses points la description de la prophase I donnée par Westbrook (Magne, 1959 et ci-dessus, p. 554 et Pl. XIV et XV, fig. 418 à 434). J'ai en outre pu montrer, par des dénombrements de chromosomes, que la formation de tétraspores ne s'accompagnait aucunement d'une réduction chromatique, les tétraspores renfermant 14 chromosomes comme toutes les cellules des tétrasporophytes, sporocystes compris.

Ce fait une fois établi, et chez un matériel relativement favorable à l'étude cytologique (par ses noyaux de dimension appréciable et le faible nombre de ses chromosomes), on pouvait espérer découvrir le mécanisme de l'apoméiose et en quoi la division apoméiotique diffère morphologiquement d'une division réductrice. Cet espoir a été en grande partie déçu.

Etant donné que le tétrasporocyste indivis contient 14 chromosomes et qu'en diacinèse on retrouve 14 bivalents (leur morphologie tout à fait caractéristique oblige à les considérer comme tels, et d'autre part la prophase I montre des signes non équivoques d'un appariement des cordons chromatiques), il faut bien admettre qu'il s'est opéré, à un certain moment entre les deux stades, une duplication des chromosomes. Malheureusement, et malgré une recherche

très attentive, il n'a pas été possible de déceler de figures cytologiques pouvant étayer cette hypothèse. Le seul aspect qui, dans tout ce phénomène, paraisse différer de celui d'une méiose, est celui de la métaphase I. La plaque équatoriale (Pl. XV, fig. 435) n'y a en effet pas la configuration de celle d'une méiose où les bivalents sont, soit co-orientés et alors étirés entre leurs centromètres, soit auto-orientés et alors couchés dans le plan de la plaque ; les constitutants de chaque bivalent sont ici accolés parallèlement l'un à l'autre, comme les deux chromatides dans un chromosome métaphasique de mitose équationnelle. Cette constatation, pour intéressante qu'elle soit, ne nous apporte toutefois pas l'explication de l'apoméiose et le problème cytologique posé par cette espèce demeure entier.

Toutefois, cette étude inachevée aura eu le grand intérêt de montrer, sans équivoque possible, qu'*une division peut être hétérotypique sans pour cela être réductionnelle.*

D. - LES CHROMOSOMES.

1. - Leur nombre.

Le dénombrement des chromosomes chez les Floridées est presque toujours une opération délicate ; les noyaux sont de très faible dimension, les chromosomes en nombre souvent élevé et semblables les uns aux autres. P.S. Dixon (1963 c) a fourni de ceci une illustration frappante, en montrant la différence de taille énorme qui existe entre un matériel couramment examiné par les caryologistes (noyau en prophase de *Trillium grandiflorum*, $2n = 10$), de 60 μ de diamètre environ, et le noyau végétatif d'une Floridée telle que *Gelidium latifolium*, contenant le même nombre de chromosomes dans une cavité d'un diamètre de 4 μ seulement.

Il faut ajouter à cela que le contenu cellulaire est souvent obscurci par un cytoplasme très dense (cellules des sommets végétatifs) et des rhodoplastes abondants ; il en naît des difficultés souvent insurmontables dans les préparations colorées par l'hématoxyline.

a. *Les méthodes de comptage.*

1) **Au cours des cinèses somatiques.**

Ce sont les conditions les plus défavorables, car les chromosomes et les noyaux y atteignent leurs plus faibles dimensions ; on est toutefois bien obligé d'y recourir très souvent.

— *En métaphase :* c'est en principe le moment idéal, puisque les chromosomes ont atteint leur état de condensation maximum, et les spécialistes de plantes supérieures savent en profiter. Chez les Floridées, les conditions sont très différentes ; au moment de la métaphase somatique, en effet, les chromosomes sont extrêmement tassés les uns contre les autres au point de paraître souvent fusionnés, soit qu'ils occupent toute l'étendue de la plaque équatoriale, soit qu'ils se dispo-

sent en couronne à son pourtour. Aucun chercheur, semble-t-il, n'a d'ailleurs tenté de numération sur plaque métaphasique, à l'exception de J.H. Mullahy (1952) ; on verra, p. 628, ce qu'il faut penser des résultats ainsi obtenus par cet auteur.

— *En anaphase :* les chromosomes demeurent tassés comme ils l'étaient en métaphase et les comptages sont, là aussi, impossibles.

— *En fin de prophase :* c'est l'instant le plus favorable, les chromosomes étant ordinairement parvenus à une contraction voisine du maximum et étant dispersés dans toute l'étendue de la cavité nucléaire ; la presque totalité des comptages effectués sur des noyaux végétatifs l'ont été en fin de prophase.

En principe, on doit pouvoir opérer le dénombrement dès que chaque chromosome a atteint un certain degré de condensation et est parvenu à l'état d'une masse unique de chromatine, plus ou moins prolongée par des appendices filamenteux, qui correspondrait à ce qu'Overton (1904) a appelé *prochomosome.* Ce stade est atteint plus ou moins tôt selon les espèces ; Yamanouchi (1907) a montré qu'il était précoce chez *Polysiphonia flexicaulis.*

Dans certains cas, les chromosomes restent, au contraire, longtemps en prophase à l'état de plusieurs gros granules chromatiques, connectés par un filament, et qu'il faut se garder de prendre pour autant de chromosomes ; le dénombrement pratiqué sur des prophases trop peu avancées est donc dangereux, surtout si on connaît mal le déroulement des phénomènes anachromatiques chez l'espèce étudiée. A plus forte raison ne peut-on pas évaluer le nombre chromosomique en se basant sur le nombre des chromocentres du noyau au repos, sauf à s'être assuré auparavant d'avoir affaire à un noyau de type euchromocentrique.

Pourtant, N. Svedelius n'a pas hésité, à plusieurs reprises, à procéder de cette façon. Dans son travail sur *Scinaia furcellata* (1915) il s'autorise (p. 18) des conclusions de Yamanouchi, citées plus haut, pour considérer comme « prochromosome » tout grain de chromatine dans un noyau en prophase et conclure que le nombre de ces grains donne celui des chromosomes. Mais le lecteur n'est pas assuré, à la vue des images nucléaires avancées pour preuves, qu'il s'agisse bien de prophases ; les connections entre granules sont en effet souvent si marquées qu'il semble bien que le stade de repos ne soit pas, ou à peine, dépassé ; et le doute devient certitude lorsqu'il est question des noyaux des monospores (*loc. cit.*, fig. 9) ou des carpospores (id., fig. 30) encore fixées à la plante-mère. On rencontre encore des preuves tout aussi discutables dans les travaux du même auteur concernant *Lomentaria orcadensis* (1937, fig. 3 a, 5 a, 5 b, 5 c) et *Galaxaura* (1942, fig. 17 c, 24 (a et b), 28 (h et i), 49 (a à i), etc.). On ne peut guère accorder crédit à des résultats obtenus par une telle méthode ; que penser, en outre, de la valeur de certaines données fondamentales sur les Rhodophycées, qui sont en grande partie fondées sur ceux-ci ?

2) Au cours des divisions dans les sporocystes.

Ces organes renferment des noyaux aux dimensions plus élevées que les noyaux somatiques correspondants ; les images nucléaires en

sont plus facilement déchiffrables. A cela s'ajoute le fait que les édifices chromatiques parvenus en fin de prophase hétérotypique sont plus gros et — lorsque la division est réductionnelle — en nombre moindre. Quelquefois aussi, les plaques de métaphase I sont lisibles, les chromosomes n'y étant pas tassés comme en métaphase somatique. Beaucoup de chercheurs ont utilisé ces conditions particulièrement favorables et ont déterminé de préférence les nombres chromosomiques en diacinèse.

b. *Les résultats.*

Les travaux de N. Svedelius (1911, 1914, 1915, 1933, 1937, 1942) et de H. Kylin (1916, 1917, 1923, 1928), et aussi en partie ceux de M.A. Westbrook (1928, 1935) ont accrédité l'opinion que le nombre chromosomique des Floridées serait peu variable et voisin de 10 ou de 20 (nombres haploïdes), le nombre 10 étant en général caractéristique des formes considérées comme primitives (Némalionales *s.l.*) ; ceci a incité J. Feldmann (1952, p. 27) à admettre que ces dernières auraient pu donner naissance aux formes plus évoluées à la suite de phénomènes de polyploidisation.

Cette opinion est maintenant difficilement soutenable.

Déjà, si on admet les résultats obtenus par H. Claussen (1929) et D.C. Doubt (1935), les faibles nombres chromosomiques ne peuvent être considérés comme l'apanage des Némalionales puisqu'on les rencontre chez *Phyllophora brodiaei* (n = 4) ainsi que chez *Gymnogongrus platyphyllus* (n = 8) et *G. linearis* (n = 6). Mais, surtout, les nombres proposés par Svedelius, Kylin et Westbrook n'ont pas été confirmés par les travaux plus récents. Les résultats obtenus par K.M. Drew (1934, 1937, 1939), par M.O.P. Iyengar et M.S. Balakrishnan (1950), par C.S.P. Rao (1956), par A.P. Austin (1956, 1960) et par R.E. Harris (1961), montrent en effet que, contrairement à ce qui avait été admis tout d'abord, les nombres chromosomiques des Floridées, loin de se laisser répartir en deux groupes, sont extrêmement variables.

Les résultats obtenus dans le présent travail ne viennent que confirmer ceci. Ils ont été énumérés déjà au cours de l'exposé des faits qui a précédé et ils sont en outre consignés, avec tous les résultats antérieurs, sur la liste générale des espèces placée en fin de ce travail.

Au milieu de cette variabilité, on peut se demander toutefois s'il n'existe pas, parmi les Floridées, des groupes systématiques d'étendue limitée, tels que le genre ou la famille, qui seraient caractérisés par un nombre chromosomique uniforme. Les données dont on dispose actuellement sont encore trop restreintes pour qu'il soit possible de donner une réponse, sauf peut-être en ce qui concerne la famille des Corallinacées et les genres *Polysiphonia* et *Callithamnion ;* et dans tous ces cas la réponse est négative.

Chez les Corallinacées, on rencontre un nombre assez important d'espèces chez lesquelles n = 24 ; mais les travaux de S. Suneson (1950) ont montré qu'on pouvait aussi trouver d'autres nombres, tels que n = 16 (*Dermatolithon corallinae*) et n = ca 30 (*D. litorale*). Chez *Polysiphonia,* les dénombrements effectués sur différentes espèces ont donné les valeurs

suivantes : n = 20 (Yamanouchi, 1906) ; n = ca 20 (Kylin, 1923) ; n = ca 26 (Iyengar et Balakrishnan, 1950) ; n = 30, n = 37 (Austin, 1956) ; n = ca 30 (!). Quant au genre *Callithamnion*, tel que le conçoit R. E. Harris (c'est-à-dire comprenant le g. *Aglaothamnion*), il renferme un certain nombre d'espèces où n = 28 à 33, tandis que n = 39 chez *C. roseum* et que *C. tetricum* présente 90 à 100 chromosomes (R.E. Harris, 1961).

Dans le présent travail, le souci de dénombrements chromosomiques exacts est demeuré une préoccupation très accessoire. Déjà très difficile chez les Floridées en général, la détermination précise ne peut en effet être atteinte qu'à la suite d'un long et dur labeur, sans rapport avec l'intérêt que présente cette précision, inutile dans l'étude du cycle nucléaire des Algues qui a été jusqu'à présent la préoccupation fondamentale des chercheurs. Les préoccupations seront autres, évidemment, s'il s'agit de recherches de cytogénétique ; mais, ainsi que l'a déjà souligné P.S. Dixon (1963 c), celles-ci sont vouées à peu de succès en raison des conditions techniques très défavorables offertes par le noyau des Floridées.

c. *Les problèmes en relation avec les nombres chromosomiques.*

Ces problèmes sont de trois ordres.

Les uns sont en rapport avec la systématique, qu'il s'agisse de spéciation ou de structure génétique d'une entité systématique plus ou moins définie ou étendue. On vient d'examiner les deux seuls cas (Corallinacées, genre *Polysiphonia*) où le nombre des données permettrait d'envisager une telle étude, et d'autre part il vient d'être dit combien les possibilités futures paraissent faibles.

D'autres problèmes, considérés jusqu'ici comme majeurs, sont relatifs à l'alternance cytologique de phases ; ils seront envisagés plus loin dans un chapitre séparé, ainsi que ceux qui concernent les races polyploïdes, étudiées uniquement par K.M. Drew (1934, 1943), et qui paraissent être en liaison avec une répartition géographique définie.

Enfin, il est un problème qui n'a, semble-t-il, jamais été abordé chez les Floridées, c'est celui de l'endopolyploïdie. On sait, depuis quelques décennies seulement, combien ce phénomène est répandu, notamment chez les organismes animaux et chez les Phanérogames ; il a aussi été rencontré chez les Chlorophycées siphonées, notamment chez *Batophora oerstedii* (S. Puiseux-Dao, 1959).

Chez les Rhodophycées, il n'en existe pas d'exemple certain.

Toutefois, on peut soupçonner son existence dans plusieurs catégories cellulaires, telles que les cellules axiales de certaines Bonnemaisoniales, des *Ceramium*, etc., ainsi que certaines cellules géantes des carposporophytes, où le noyau présente des indices révélateurs comme le gigantisme, l'augmentation évidente de la quantité de chromatine et du nombre des nucléoles. Mais ceci ne dépasse pas présentement le domaine des suppositions et d'ailleurs sort des limites assignées à ce travail.

On peut aussi songer à la même possibilité, dans certains cas tout au moins, pour les cellules végétatives, banales mais de grande taille de la zone corticale interne ou de la zone médullaire de beaucoup

d'espèces parenchymateuses. Ces cellules, en effet, présentent, suivant les cas, soit un seul, soit plusieurs noyaux d'une taille très nettement supérieure à celle des noyaux des cellules corticales externes.

Si ces noyaux étaient polyploïdes, il en résulterait une entrave considérable, et peut-être définitive, à l'étude caryologique future de nombreuses espèces, tout au moins à l'aide des techniques dont nous disposons actuellement ; ces gros noyaux des cellules internes sont en effet bien souvent les seuls noyaux somatiques dans lesquels le dénombrement des chromosomes soit possible.

En réalité, les indices qu'on possède jusqu'à présent ne justifient pas cette crainte. On peut difficilement admettre que la régénération de cladomes après mutilation, qui est fréquente chez de nombreuses espèces parenchymateuses, et a fréquemment pour point de départ des cellules médullaires, puisse tirer son origine de cellules polyploïdes ; il en résulterait — sauf à imaginer un processus de régularisation chromosomique bien improbable — une complication du cycle cytologique dont on ne connaît, pour le moment du moins, aucun exemple chez les Floridées. D'autre part, au cours de ce travail, il n'a jamais été constaté, chez aucune plante, de désaccord au point de vue des nombres chromosomiques entre les différentes catégories de cellules végétatives ou même entre celles-ci et les tétrasporocystes. On peut donc continuer à admettre, comme on l'a fait jusqu'à présent, que l'endopolyploïdie n'existe pas dans les cellules des parenchymes, malgré les cas des cellules corticales adultes d'*Asparagopsis* où, on l'a vu (p. 494 et fig. 200, 201 et 202), il existe une nette proportionnalité entre la taille du noyau et le nombre de chromocentres, phénomène difficilement explicable et qui nécessiterait de nouvelles recherches.

2. - Leur morphologie.

L'étude de la morphologie des chromosomes des Floridées s'est révélée extrêmement décevante, par suite de difficultés sur lesquelles P.S. Dixon (1963 c) vient d'attirer l'attention : chromosomes très petits, et en outre presque toujours semblables, dans un noyau lui-même de très faibles dimensions. Ce n'est qu'exceptionnellement qu'on peut songer à dessiner un caryotype, ou même à distinguer de ses voisins un chromosome particulier. Il n'est en outre que très rarement possible, bien entendu, de distinguer des détails dans les chromosomes eux-mêmes ; ainsi, jusqu'à présent, personne n'a pu apercevoir l'emplacement du centromère de l'un d'eux, bien que ce centromère existe très vraisemblablement.

Il a toutefois été possible de mettre en lumière un certain nombre de faits positifs qui, bien que ne dépassant pas le niveau du cas particulier, n'en sont pas moins intéressants.

C'est ainsi qu'on rencontre des chromosomes de type long chez *Rhodothamniella floridula* (fig. 10, 11 et 12, Pl. I) où deux d'entre eux, au moins, doivent être télocentriques, si on en juge par l'anaphase représentée par la fig. 12.

On peut également rencontrer des caryotypes à éléments légèrement hétéromorphes où s'observent, à côté de chromosomes isodiamétriques, plus ou moins sphériques et légèrement anguleux parfois,

d'autres éléments plus allongés, soit, comme l'écrit P.S. Dixon (1963), en forme de saucisses, soit plus ou moins parallélipipédiques. C'est ce qui a été rencontré chez *Plumaria elegans* par K.M. Drew (1939, Pl. X), chez *Gelidium* par P.S. Dixon (1954), et au cours de ce travail chez *Peyssonelia squamaria* (Pl. IV, fig. 118), *Rhodymenia palmata* (Pl. V, fig. 166), *Ceramium rubrum* (Pl. VI, fig. 219), *Delesseria sanguinea* (Pl. VII, fig. 226), *Heterosiphonia coccinea* (id., fig. 243), *Polysiphonia brodiaei* (Pl. VIII, fig. 271).

L'étude des métaphases des divisions hétérotypiques peut également fournir quelques renseignements sur la position des centromères, tout au moins lorsque ceux-ci ne sont pas de type diffus, ce qui semble être le cas de toutes les espèces étudiées jusqu'à ce jour. Les bivalents sont alors co-orientés sur la plaque métaphasique et leur forme indique, on le sait, si le centromère est médian (chromosomes métacentriques) ou terminal (chromosomes télocentriques).

Ainsi, les fig. 413, Pl. XII et 472, Pl. XVI montrent que, respectivement chez *Delesseria sanguinea* et chez *Corallina officinalis*, il existe dans le caryotype des chromosomes télocentriques et d'autres métacentriques ; aux premiers correspondent les édifices chromatiques à extrémités libres (souvent renflées) étirées vers les pôles et aux seconds les bivalents qui ont conservé une forme plus ou moins losangique.

II. — L'appareil cinétique.

A. - LE FUSEAU ACHROMATIQUE.

Les premiers auteurs se sont interrogés sur l'origine et le mode de formation de cet organite.

Pour Wolfe (1904), le fuseau se formerait à partir d'une substance nucléolaire non chromatique et de fibrilles issues du réseau ; Lewis (1909) adopte un point de vue assez voisin mais, tout comme Wolfe, il n'apporte aucun argument décisif en faveur d'une telle manière de voir.

Davis, quelques années auparavant, avait cependant noté des faits intéressants en rapport avec ce problème, montrant que, chez *Corallina*, à la fin de la prophase de première division des tétrasporocystes, les fibres fusoriales s'individualisent à partir des formations polaires. Certaines observations, effectuées au cours de ce travail et relatives à la division I dans les tétrasporocystes de *Delesseria*, sont en parfait accord avec celles de Davis ; certaines figures de prométaphase montrent parfaitement, en effet, chez cette espèce, des fibres fusoriales encore incomplètes et dont une extrémité est en contact avec une des formations polaires tandis que l'autre est pointée en direction d'un bivalent (Pl. XIII, fig. 412).

Les faits de ce genre sont malheureusement très rares et ne sont suffisamment clairs que dans les figures d'assez grande dimension

présentées par les cinèses des tétrasporocystes ; les figures de mitoses végétatives sont de trop petite taille pour qu'on puisse y déceler des indices du mode d'élaboration des fibres fusoriales.

De même, l'étude de la genèse du fuseau achromatique au cours de la division calliblépharidienne n'a apporté aucune donnée précise sur la formation des fibres ; l'apparition de ce fuseau se faisant à l'emplacement de la cavité nucléaire prophasique, elle-même fusiforme et de même orientation, comme le retracent chez *Calliblepharis* les fig. 305 à 314, Pl. IX, on pouvait espérer saisir mieux qu'ailleurs les stades liminaires de l'édification du fuseau. Cet espoir a été déçu ; les fibres fusoriales ne sont pas discernables quel que soit le fixateur employé et les quelques lignes longitudinales plus sombres qu'on peut apercevoir çà et là sur les fuseaux doivent, dans la plupart des cas, être interprétés comme des traînées de matériel sidérophile, ainsi que cela sera précisé plus bas (p. 609), plutôt que comme les fibres elles-mêmes.

Une dernière remarque relative au fuseau métaphasique concerne la forme de celui-ci. On peut en effet observer, en parcourant les planches I à X, que cette dernière n'est pas immuable chez les Floridées ; s'il existe des fuseaux à extrémités aiguës, d'autres sont à pôles arrondis en voûtes, d'autres enfin — les plus nombreux — sont à extrémités tronquées avec surface plus ou moins plane, ce qui leur confère un aspect de tonnelet. Il est encore plus remarquable de constater que, chez une même espèce, les fuseaux peuvent appartenir à deux de ces types, comme chez *Lemanea rigida* (Pl. II, fig. 49 et 51), chez *Pterocladia* (id., fig. 69 et 70), chez *Peyssonelia squamaria* (Pl. IV, fig. 120 et 121), ou même aux trois types, comme chez *Nemalion* (Pl. I, fig. 28, 30 et 32). Les raisons de ce polymorphisme, qui révèle une grande plasticité du fuseau, nous échappent totalement.

B. - LES FORMATIONS POLAIRES.

A de nombreuses occasions, des formations polaires accompagnant la caryocinèse ont été décrites, soit dans les cellules somatiques, soit dans les sporocystes des Floridées ; et, à de nombreuses occasions également, il en a été rencontré au cours des présentes recherches.

La première pensée de l'observateur, en présence de ces formations, est de considérer celles-ci comme des structures centrosomiennes telles que celles, couramment observées et bien connues, des cellules animales ; c'est ce qu'ont fait jusqu'à présent presque tous les auteurs, toutefois en ne proposant cette assimilation qu'avec une certaine réserve qui se traduit par des nuances de langage ; on parle davantage de « structures centrosphéroïdes » ou « centrosomoïdes », que de centrosphères ou de centrosomes.

Beaucoup d'observations effectuées pendant les présentes recherches inclinent à penser que souvent ces formations polaires ne seraient que des accumulations de substances rejetées par le noyau. L'excrétion nucléaire, phénomène connu maintenant par de nombreux exemples, peut se produire aussi bien dans le noyau prophasique ou même

quiescent — et parfois d'une façon intense comme dans les plantules de *Batophora oerstedii* (S. Puiseux-Dao, 1959) — que pendant la métaphase. Il n'est pas interdit de penser que le noyau des Floridées puisse, lui aussi, être le siège de ce phénomène.

Au cours de la discussion qui va suivre, il est nécessaire de séparer, là encore, ce qui concerne les divisions callibléphariennes des divisions de type normal.

I. - Les formations polaires au cours des divisions callibléphariennes.

a. *Les formations polaires dans les cellules végétatives.*

Dans les cellules végétatives, les divisions nucléaires callibléphariennes sont le plus souvent pourvues de formations polaires particulièrement évidentes, ainsi qu'on a pu le voir lors de l'exposé des faits. Celles-ci existent, semble-t-il, dès le début de la prophase, sous la forme d'un grain à chaque pôle de la vésicule nucléaire, étirée à ce moment en fuseau. Toutefois, ces grains peuvent manquer, soit aux deux pôles (Pl. VIII, fig. 291), soit à un seul (Pl. X, fig. 330 et 331) ; souvent d'une forme régulière, sphériques ou légèrement piriformes, ils peuvent dans certains cas apparaître dédoublés et alors les deux éléments sont soit parallèles (Pl. IX, fig. 299, 300 et 326), soit successifs et dans ce cas l'élément distal est souvent plus gros que l'autre (Pl. IX, fig. 297 et 298) — les deux cas pouvant d'ailleurs exister aux deux pôles d'un même noyau (Pl. IX, fig. 301). Au cours de la prométaphase et de la métaphase, ces formations perdent leur régularité au bout d'un certain temps, semblent se fragmenter ou bourgeonner latéralement et bientôt s'étalent sur les extrémités tronquées du fuseau de métaphase qui s'élargissent de plus en plus (Pl. IX, fig. 305 à 314) ; elles ne sont plus alors que des placages irréguliers et plus ou moins volumineux de substance sidérophile (Pl. IX, fig. 312, 313, 314, 327 et Pl. X, fig. 332 et 341), ou parfois aussi des séries de petits grains disséminés aux pôles du fuseau (Pl. X, fig. 347), à moins qu'elles ne disparaissent complètement (Pl. X, fig. 353). Leur disparition a lieu en réalité le plus souvent en anaphase (Pl. IX, fig. 316), ce qui n'empêche pas que, dans certains cas, elles puissent être encore présentes et volumineuses (Pl. IX, fig. 315) à ce stade.

b. *Les formations polaires dans les tétrasporocystes.*

Dans les tétrasporocystes, il est assez surprenant de constater que ces formations polaires n'existent pas ou bien que, si elles existent, elles n'ont pas l'individualité si frappante de celles des cellules somatiques des mêmes espèces. Ainsi, chez *Chondrus,* les premiers stades de la prophase I en sont complètement dépourvus (Pl. XVI, fig. 474 à 478), et ce n'est qu'à partir de la syncope chromatique qu'il devient possible d'observer, aux pôles du noyau en prophase, des masses de cytoplasme à contour étoilé, bien distinctes du noyau lui-même sur des préparations colorées par la méthode de Feulgen (Pl. XVI, fig. 479, 480 et 482, et Pl. XVII, fig. 483 et 485),

mais sidérophiles autant que le caryoplasme et alors impossible à distinguer de ce dernier après coloration à l'hématoxyline (Pl. XVI, fig. 481, et Pl. XVII, fig. 484). Des accumulations de cytoplasme se rencontrent également dans les mêmes conditions chez *Polyides* (Rao, 1956), et chez *Dilsea* (Pl. XVII, fig. 493 à 500). Il faut bien noter ici que ces formations ne sont constantes ni dans leur forme, ni dans leur importance, ni même dans leur présence ; elles peuvent en effet manquer à l'un des pôles (Pl. XVI, fig. 482, et Pl. XVII, fig. 498). En outre, en aucun cas elles ne se réduisent à des granules tels que ceux qu'on observe en division somatique, bien qu'à un certain moment de la syncope les noyaux puissent présenter à leur surface des granulations évoquant ces derniers, disposées au hasard (Pl. XVI, fig. 481) et comparables elles-mêmes à d'autres granulations dispersées dans le cytoplasme.

En prophase II, il existe bien des corps polaires, granuleux cette fois, plus ou moins sphériques et densément sidérophiles ; mais, là encore, ces structures sont de taille variable et de présence inconstante ; en outre, bien qu'au voisinage des pôles, elles ne sont pas toujours situées exactement à l'emplacement de ceux-ci (Pl. XVII, fig. 489) et comme d'autre part elles sont très comparables à d'autres granulations présentes dans le cytoplasme, il est légitime de supposer qu'on peut avoir affaire en réalité à des granules cytoplasmiques en position privilégiée.

Au cours des métaphases I (Pl. XVII, fig. 486) et métaphase II (Pl. XVII, fig. 490 et 491), les accumulations polaires sont exceptionnelles ; à ces stades, les inclusions sidérophiles sont fréquentes et localisées à l'interface cytoplasme-suc nucléaire (résiduel), et les quelques cas de granulations polaires (Pl. XVII, fig. 490, en bas de l'image) peuvent s'interpréter comme la rencontre fortuite de l'extrémité du fuseau et d'une telle inclusion.

c. *Interprétation de ces formations polaires.*

Les remarques faites ci-dessus montrent clairement que les structures polaires observables au cours des divisions dans les sporocystes se ramènent à des cas particuliers et ne peuvent prétendre représenter un organite défini. Il n'en est pas de même de celles des cellules végétatives et c'est des formations polaires en mitose somatique qu'il va être exclusivement question maintenant.

Bien des arguments poussent à faire considérer celles-ci comme des *formations centrosomiennes :* la fréquence très grande de ces structures, ainsi que leur forme granulaire qui paraît à peu près constante ; — leur division en deux grains-fils (?) souvent observable en cours de prophase, évoquant la division du centriole des mitoses animales et pouvant s'interpréter comme la préparation des centrosomes des futurs noyaux-fils ; — le développement du fuseau achromatique entre ces grains, ce qui semble les impliquer dans la genèse de celui-ci ; l'existence de certaines figures (Pl. VIII, fig. 287 à 290) pouvant laisser penser que ces granules dériveraient, en début de prophase, de la division d'un granule préexistant.

Toutefois, l'examen attentif des meilleures préparations montre qu'en réalité les caractéristiques de ces formations polaires ne sont

ni aussi constantes ni aussi affirmées qu'on pourrait le croire au premier abord. Leur constance est une illusion : non seulement (ce qui est grave) elles manquent dans les tétrasporocystes, comme il vient d'être constaté, mais encore certaines prophases mitotiques en sont dépourvues et d'autres n'en possèdent qu'à un seul pôle. Ensuite, il ne faut pas perdre de vue que les figures, citées ci-dessus comme preuve éventuelle d'une division d'un granule centrosomien en début de prophase, sont absolument exceptionnelles et pour cela attribuables à une coïncidence autant qu'à l'existence de centrosomes. Quant à la division des granules en fin de prophase, qu'on peut être tenté de considérer *aussi* comme l'origine de centrosomes-fils, elle peut donner lieu à la production de granules-fils inégaux (Pl. IX, fig. 298, et bas de la fig. 301), fait difficilement conciliable avec l'idée de centrosomes ; de toute façon, les centrosomes ne peuvent former de centrosomes-fils à deux reprises au cours de la même mitose : il faut choisir et cela semble difficile. Enfin, l'évolution de ces granules, en métaphase où ils se convertissent en dépôts de forme très mal définie, leur ôte une grande partie de leur originalité première. L'assimilation de ces formations polaires à des centrosomes se heurte à de nombreuses difficultés et n'est jusqu'à présent nullement démontrée.

L'hypothèse selon laquelle *les formations polaires seraient constituées par des substances rejetées par le noyau,* au contraire, rend beaucoup mieux compte de nombreux détails que la théorie précédente n'expliquait pas.

Ainsi, à cette conception ne s'oppose pas le fait que ces formations sont souvent de forme variable ou mal définie ; et on comprend dès lors très bien que, à l'état de grain unique (ou double) à chaque pôle de la figure de prophase, elles puissent se muer en une série de grains (Pl. IX, fig. 312, et Pl. X, fig. 347) ou une plaquette de forme irrégulière (Pl. IX, fig. 308 à 314) lorsqu'au pôle aigu de la vésicule nucléaire prophasique se substitue le pôle arrondi ou tronqué du fuseau achromatique. En outre, ces mêmes substances, produites en quantités variables selon les noyaux, leur état physiologique ou même le stade atteint au cours de la division, seraient d'autre part dispersées dans le cytoplasme selon une vitesse plus ou moins grande ; par le jeu de ces deux mécanismes — production et dispersion — pourraient s'expliquer les variations dans les dimensions des formations polaires ; et on pourrait admettre que leur absence en division I des sporocystes soit corrélative de l'existence d'une longue prophase qui permet un lent rejet des substances et leur diffusion progressive sans qu'il y ait accumulation. La présence de granules doubles pourrait être la conséquence d'un fonctionnement itératif de l'excrétion et non d'une division de formations polaires préexistantes.

Cette secrétion de substances semble être en rapport beaucoup plus avec l'activité du cytoplasme voisin qu'avec la division du noyau. C'est la conclusion qui semble se dégager des fig. 330 et 331, Pl. X, où l'on voit nettement que les granules polaires sont développés au pôle du noyau situé en regard de la zone de croissance active de la cellule.

Cette sécrétion n'aurait pas lieu seulement en prophase ; elle se continuerait en métaphase à partir de la plaque métaphasique, et aussi en anaphase à partir des deux lots de chromosomes-fils. Les

traînées sidérophiles souvent observables dans les fuseaux achromatiques à ces stades (Pl. IX, fig. 305, 309, 312, 313, 315, 327 et Pl. X, fig. 353) seraient constituées par ces substances en cours de migration, ainsi canalisées, en quelque sorte, par ces structures orientées ; et c'est sans doute là l'explication de leur présence aux extrémités du fuseau de prophase : elles y sont rassemblées après que leur écoulement, dans la cavité nucléaire, a été dirigé par la forme même de celle-ci. On en vient à penser que cette sécrétion pourrait être le fait de tous les noyaux (au moins en prophase), qu'elle passerait inaperçue chez les noyaux normaux à forme sphérique car se faisant insensiblement par toute la surface nucléaire sans jamais aboutir à une accumulation locale, mais qu'il suffirait qu'elle soit localisée — par exemple à la suite de l'élongation calliblépharidienne — pour que l'accumulation se produise et que la sécrétion devienne perceptible.

Il serait extrêmement souhaitable de connaître la nature des substances ainsi rejetées.

Ces substances sont toujours Feulgen-négatives, sidérophiles à l'égal du nucléole (cf. *Chondrus crispus,* p. 530), si bien qu'on peut être tenté de les considérer comme chimiquement proches de la substance nucléolaire et peut-être même comme issues du nucléole, à partir d'un certain stade de la mitose tout au moins. Comme cela sera rappelé plus loin (p. 619), une partie du nucléole semble persister jusqu'en métaphase ; cet organite pourrait, au cours de la lyse qu'il subit à ce moment, fournir la matière des traînées sidérophiles qu'on observe sur le fuseau et celle des formations polaires qui souvent, à ce stade, sont en extension. Il ne serait pas surprenant alors que cette substance soit, en partie au moins, composée d'acide ribonucléique ; malheureusement, la preuve de ceci n'a encore pas pu être obtenue de façon sûre, pour des raisons techniques inhérentes au matériel.

2. - Les formations polaires au cours des divisions de type normal.

a. *Les formations polaires dans les cellules végétatives.*

Dans les publications anciennes, les formations polaires ont presque toujours été décrites comme des grains présents *aux pôles du fuseau métaphasique* (Wolfe, 1904 ; Kylin, 1916 c ; Cleland, 1919 ; Svedelius, 1915 et 1933 ; et aussi Mullahy, 1952). Yamanouchi (1907, 1921) a cependant observé des faits plus complexes, où les corps polaires apparaissent dès la prophase comme des grains qui s'entourent d'une auréole puis grossissent pour devenir centrosphères. Selon Lewis (1909), les pôles de mitose chez *Griffithsia* seraient pourvus, dès la prophase, de calottes de « kinoplasme ».

Mais les études récentes sont beaucoup plus réticentes. Ainsi Westbrook (1928, 1935) n'a observé ces formations que chez *Laurencia* et *Dasya,* et en outre très rarement. Ce même auteur, d'une part, Iyengar et Balakrishnan (1950), d'autre part, n'ont pu retrouver aucun des faits observés par Yamanouchi, respectivement chez *Corallina* et chez *Polysiphonia.*

Les observations personnelles rapportées ici ne sont pas, non plus, en faveur de l'existence de formations polaires constantes et parfaitement définies. Les résultats exposés dans la première partie du présent mémoire ont montré qu'il n'avait pas été possible de les mettre en évidence chez *Polysiphonia, Scinaia, Corallina, Asparagopsis* et *Laurencia,* chez qui elles ont été jadis signalées.

Toutefois, il a été observé parfois, en métaphase ou même en anaphase, mais jamais en prophase, des dépôts amorphes en position polaire. Chez *Nemalion,* plus particulièrement étudié afin de retrouver les granules polaires décrits et figurés par Wolfe, Kylin et Cleland, et en employant exactement la même technique que ces derniers, je n'ai jamais pu observer, au mieux, qu'un empâtement de l'une, ou des deux extrémités du fuseau métaphasique (Pl. I, fig. 31 à 34) et ceci dans un nombre très réduit de figures. Chez *Lemanea,* j'ai pu voir une seule fois, en anaphase, un fuseau empâté à l'une de ses extrémités et garni de quelques granules à l'autre (Pl. II, fig. 52). Des formations sidérophiles ont été observées également chez d'autres espèces, à l'état de granules nombreux (*Kallymenia,* Pl. IV, fig. 127 et 128) ou clair-semés (*Furcellaria,* Pl. IV, fig. 141 et 142), ou de calottes homogènes (*Botryocladia,* Pl. V, fig. 189) mais toujours dans un nombre réduit de cas. Enfin, chez *Heterosiphonia,* l'extrémité, tronquée, des fuseaux métaphasiques est pourvue d'un dépôt sidérophile plus ou moins régulier *à chaque fois que ce fuseau est séparé du cytoplasme environnant* par un écran de suc nucléaire résiduel (Pl. VII, fig. 245 à 251) qui, vraisemblablement, s'oppose à la dispersion de ce dépôt polaire.

A toutes ces formations polaires, incertaines dans leur constance et leur morphologie, il faut refuser le nom de formations centrosomiennes ; mais rien ne s'oppose à ce que, tout comme en mitose calliblépharidienne, on les considère comme des produits rejetés par la plaque métaphasique. Notons au passage que le fait qu'elles se rencontrent assez souvent en métaphase et en anaphase, mais jamais en prophase, étaye la thèse, exposée un peu plus haut, de l'existence possible, dans tous les noyaux, de ce phénomène d'excrétion nucléaire qui ne devient visible qu'à la faveur de structures orientées.

b. *Les formations polaires dans les tétrasporocystes.*

Il semble bien qu'on doive rejeter les conclusions du travail de B. Schussnig et R. Jahoda (1928), comme cela a été dit p. 545.

Les autres observations rapportées par les auteurs, et dont on peut négliger certaines relations trop imprécises (Yamanouchi, 1921 ; Mathias, 1928) font mention de deux sortes de faits.

Certains auteurs ont observé des formations polaires constituées de *granules,* présents aux pôles des fuseaux de métaphase I (S. Yamanouchi, 1907 ; M.A. Westbrook, 1928 ; S. Suneson, 1950). Je n'ai moi-même pas eu l'occasion d'observer des faits semblables et comme les auteurs ci-dessus fournissent eux-mêmes très peu d'informations, on ne peut que difficilement interpréter ces formations. Peut-être sont-elles de même nature qu'en mitose.

A d'autres auteurs, ces structures polaires se sont présentées comme des masses volumineuses, approximativement hémisphériques, formées d'une substance homogène et qu'ils ont appelées « centro-

sphères » ou bien *corps centrosphéroïdes*. B.M. Davis (1898) les a abondamment décrites et figurées chez *Corallina ;* elles ont ensuite été observées chez *Griffithsia* (J.F. Lewis, 1909), *Delesseria* et *Nitophyllum* (N. Svedelius, 1911 et 1914), *Rhodomela* (H. Kylin, 1914), *Dasya* (M.A. Westbrook, 1935), ainsi que dans les polysporocystes de *Spermothamnion snyderae* (K.M. Drew, 1937), et toujours avec les mêmes caractères.

Les résultats obtenus au cours des présentes recherches sont en plein accord avec les observations ci-dessus ; ces volumineuses structures ont été régulièrement retrouvées chez *Nitophyllum punctatum, Corallina officinalis* (Pl. XVI, fig. 472), *Griffithsia flosculosa* (Pl. XII, fig. 385), et enfin *Delesseria sanguinea* (Pl. XIII, fig. 409, 410, 412, 413, 414, et Pl. XIV, fig. 415, 416 et 417), où elles ont été étudiées plus en détail.

Ces formations « centrosphéroïdes » apparaissent au cours de la prophase I, pendant la syncope chromatique, et sans que rien auparavant n'ait laissé prévoir à quel endroit. D'abord assez discrètes, elles augmentent rapidement en dimension et, à leur apogée en fin de prophase, elles se présentent comme des demi-sphères étroitement accolées au noyau et diamétralement opposées ; elles sont constituées d'une substance homogène un peu plus sidérophile que le caryoplasme et le cytoplasme environnant, dont elles se distinguent parfaitement. Autour d'elles, le cytoplasme est pourvu de vacuoles en grand nombre et celles-ci, de forme souvent allongée, sont en disposition rayonnante et étroitement proches les uns des autres ; les travées de cytoplasme qui les séparent sont, bien entendu, rayonnantes elles aussi à partir de chaque structure polaire et s'étendent à travers le cytoplasme comme des rayons astériens ; on ne peut pourtant les assimiler à ces derniers, car leur matière n'est pas distincte du cytoplasme fondamental avec lequel elles sont en continuité et en outre elles ne se distinguent pas des travées de cytoplasme qui, au début de la division I, maintiennent le noyau tout entier au milieu du jeune sporocyste, à la manière de haubans. Dans le cytoplasme et les vacuoles qui entourent ces formations polaires, on peut souvent observer des corps sidérophiles en forme d'aiguilles, eux aussi en disposition rayonnante (Pl. XIII, fig. 409 et 410). Ces inclusions sont peut-être des produits de sécrétion émis par les structures polaires ; elles sont peut-être aussi en relation avec l'apparition dans le cytoplasme, à peu près au même moment, des inclusions de « substance chromidiale » des anciens auteurs. L'étude de ces inclusions péripolaires, ainsi que celle de la « substance chromidiale », seraient à reprendre.

Pendant la prophase, la présence de ces formations polaires ne semble pas communiquer de rigidité à la vésicule nucléaire ; comme le montre la fig. 410, Pl. XIII, une déformation du noyau (ici, conséquence d'un *collapsus* cytoplasmique) est indépendante de la position des formations polaires. Mais celles-ci semblent bien être impliquées dans la formation des fibres fusoriales, car ces dernières sont élaborées à partir d'elles et progressent en direction des chromosomes (Pl. XIII, fig. 412) ; ce phénomène avait déjà été parfaitement observé et décrit par B.M. Davis (1898) chez *Corallina*.

En métaphase, aussi bien en division II qu'en division I, ces

formations sont régulièrement présentes aux pôles fusoriaux. Elles persistent en télophase et c'est contre elles — et non en elles, comme l'a pensé K.M. Drew (1934, p. 557) — que se réorganisent les noyaux-fils ; lorsque la télophase est très avancée (Pl. XIII, fig. 414), elles perdent peu à peu leur individualité ; leur substance cesse alors de se distinguer du cytoplasme environnant et se fond dans celui-ci ; il ne subsiste plus qu'une masse commune de forme irrégulière et à contours imprécis qui demeure appliquée étroitement à chaque noyau-fils, puis s'étend latéralement, l'embrasse et finit par l'entourer complètement (Pl. XIII, fig. 414, et Pl. XIV, fig. 415 et 416).

Ces formations polaires ne peuvent être assimilées, comme celles des cas envisagés précédemment, à des accumulations de substances rejetées par le noyau ; leur présence constante et aussi leur morphologie fidèle chez une même espèce et à travers les espèces qui en présentent, ne permet pas de les considérer ainsi. Toutefois, il n'est pas impossible qu'elles puissent jouer un rôle, peut-être seulement celui d'intermédiaire, dans une éventuelle excrétion nucléaire, ainsi que cela a été suggéré plus haut. Doit-on, dès lors, les considérer comme des structures de nature centrosomienne ? Les raisons qui ont fait rejeter la première interprétation militent en faveur de ce second point de vue, ainsi que le fait, à peu près établi, de leur intervention dans la genèse du fuseau achromatique ; mais, en dépit de cela, ces structures sont encore bien différentes, par l'absence de centriole, des véritables centrosomes, tels que ceux qui se rencontrent chez les Animaux, les Dictyotales, les Fucales, etc.

La question ne pourrait être tranchée que par une étude de ces formations polaires au microscope électronique. La microscopie électronique a montré, en effet, que les centrosomes présentent une architecture spéciale et définie qu'on ne peut confondre avec aucune autre et qui les caractérise ; la découverte de telles structures dans les formations polaires suffirait à prouver que ces dernières sont bien — ou contiennent bien — des centrosomes.

La présence de centrosomes chez les Floridées, si elle était un jour démontrée, ne laisserait pas d'ailleurs d'être fort intéressante.

On sait en effet que l'existence de centrosomes véritables, partout où elle a été confirmée par la microscopie électronique (dans le règne animal, ainsi que chez les Fucales par C. Berkaloff, 1963) s'accompagne chez les mêmes espèces de la présence d'une cinétide, au moins chez l'un des gamètes. Ceci ne signifie d'ailleurs pas que la réciproque soit vraie ; ainsi, selon J. Vazart (1956), les blépharoplastes des Filicinées ne peuvent, de façon sûre, être considérés comme centrosomiens. Cependant, les protistologues (P.P. Grassé, 1952) n'hésitent pas à assimiler les blépharoplastes à des formations centrosomiennes, opinions d'ailleurs confirmée par la microscopie électronique (L. Joyon, 1963). Quoiqu'il en soit, la situation des Rhodophycées serait, sous ce rapport, paradoxale, puisqu'elles posséderaient un centrosome mais pas de cinétide, l'état flagellé étant totalement inconnu dans le groupe. Cette situation conduirait à placer les Floridées à l'écart de l'ensemble des Végétaux, mais aussi à les rapprocher des Ascomycètes chez lesquels on rencontre la même difficulté, les cellules flagellées étant inconnues dans leur cycle tandis que la plupart des auteurs y ont reconnu la présence de centrosomes,

visibles au cours des divisions dans l'asque. Ainsi trouverait-on là une raison de plus de supposer des affinités entre Ascomycètes et Floridées, opinion soutenue par certains biologistes (voir en particulier M. Chadefaud, 1957).

III. — Les autres constituants nucléaires.

A. - LA CAVITÉ NUCLÉAIRE.

Elle est, au moins à l'état quiescent, limitée par une *membrane nucléaire* dont l'existence n'est plus maintenant mise en doute par personne et qui, chez les Floridées, est le plus souvent discernable (après coloration par l'hématoxyline) dans le noyau au repos et en prophase.

Mais la question se pose de savoir si cette membrane persiste pendant tout le cycle nucléaire — et la division est alors appelée *division intranucléaire* — ou bien si elle disparaît à l'approche de la métaphase comme dans la plupart des divisions observées jusqu'à ce jour chez les animaux et les végétaux.

Il sera nécessaire également, dans ce chapitre, d'examiner les problèmes soulevés par l'élongation de la cavité au cours de la division nucléaire chez plusieurs espèces de Floridées, qualifiée plus haut (p. 496) de calliblépharidienne.

1. - La division intranucléaire chez les Floridées.

Beaucoup d'auteurs ont soutenu son existence. Mais, outre qu'un certain nombre de travaux sont demeurés très incomplets ou imprécis, les opinions relatives à certains genres sont contradictoires. Ainsi, le fuseau de métaphase serait intranucléaire chez *Griffithsia* selon Lewis (1909), ainsi que chez *Nemalion* selon Wolfe (1904) et Cleland (1919), alors que, pour Kylin (1916 a, 1916 c), il serait dans les deux cas libre dans le cytoplasme.

Les observations accumulées au cours des présentes recherches sont toutes plus ou moins en faveur de l'*absence d'une membrane nucléaire à partir de la métaphase,* tant dans les sporocystes que dans les cellules somatiques ; elles conduisent à proposer pour les faits l'interprétation suivante :

a. Dans le noyau au repos et en début de prophase, la membrane nucléaire est une entité perceptible dans des conditions favorables (noyau d'une taille suffisante, coloration à l'hématoxyline) et dans un certain nombre de cas. Dans d'autres cas, la limite noyau-cytoplasme est visible en tant qu'interface entre ces deux constituants cellulaires, limite soulignée par une différence de réfringences ou de colorabilités ou encore par la limite d'extension du réseau chromatique.

b. En prométaphase, puis en métaphase, le volume de la cavité nucléaire subit une réduction très importante. La majeure partie du suc nucléaire (peut-être la partie la plus fluide, au cours d'une diérèse ?) est dispersée dans le cytoplasme, tandis que persiste, autour du fuseau et des chromosomes, un reliquat aux propriétés souvent différentes de celles de la caryolymphe primitive et notamment d'une réfringence supérieure.

Il est difficile de saisir le comportement de la membrane à ce moment, mais il est un fait certain, c'est que cette membrane, dans les espèces où elle était visible au repos, ne se distingue plus en métaphase. On est en droit d'admettre qu'elle a disparu et, d'autre part, que les images d'une nette délimitation entre résidu caryoplasmique et cytoplasme traduisent seulement l'affrontement de ces deux substances de colorabilités — ou de réfringences — différentes.

Cela est si vrai que la netteté de la limite cytoplasme-suc nucléaire varie de la même façon que cette différence ; la remarque de K.M. Drew, qui a constaté (1937) que la « membrane nucléaire » en métaphase était plus visible dans les cellules jeunes que dans les cellules âgées, s'explique par le fait que les cellules jeunes sont riches d'un cytoplasme abondant et très colorable, donnant un contraste appuyé avec le suc nucléaire résiduel, et qu'il n'en est plus de même dans les cellules âgées à cytoplasme rare.

c. En métaphase toujours, l'interface entre les deux milieux est souvent jalonné par des granules cytoplasmiques ou par une couche de cytoplasme plus dense et plus colorable (Pl. V, fig. 189 ; Pl. VI, fig. 196 et 197 ; Pl. VII, fig. 228 à 234, 244, 253 ; Pl. VIII, fig. 279 ; Pl. IX, fig. 315 ; Pl. XVII, fig. 486, 490 et 491) et il arrive que ce film de cytoplasme cède par endroit au moment de la fixation (Pl. VII, fig. 230, 231 et 234), ce qu'on n'observe jamais dans les stades antérieurs, lorsque la membrane nucléaire existe effectivement.

d. Enfin, le fait qu'indépendamment des techniques utilisées on puisse rencontrer chez les mêmes espèces des fuseaux métaphasiques libres dans le cytoplasme, aussi bien que d'autres « intranucléaires » (Pl. I, fig. 27 et 28 ; Pl. II, fig. 69 et 70 ; Pl. VIII, fig. 276 à 282), et la présence de fuseau « intranucléaire » dont les extrémités percent la limite de la « cavité nucléaire » (Pl. V, fig. 189 ; Pl. VII, fig. 231 à 233), achèvent de montrer que la persistance d'une membrane nucléaire en métaphase n'est qu'une apparence.

Ainsi, il semble bien que les métaphases « intranucléaires » se réduisent, chez les Floridées, à des cas où le fuseau est séparé du cytoplasme par une substance (résidu caryoplasmique) dont la réfringence et la colorabilité peuvent être différentes de celles de cytoplasme, mais qui n'est pas limitée par une membrane.

2. - L'élongation prophasique callibléphariDienne.

J'ai signalé déjà (Magne, 1964 b ; ci-dessus, p. 496) ce curieux phénomène.

Cette élongation intervient bien en prophase et ne doit pas être

confondue avec la forme allongée de certains noyaux au repos (cf. p. 482) ou celle que prennent les noyaux lenticulaires en vue de profil. Elle semble également de nature différente de la légère déformation que l'on constate parfois au cours des prophases ordinaires et qui rend un peu ovoïde la cavité nucléaire. En prophase calliblépharidienne, cette cavité est à extrémités aiguës — parfois même elle prend la forme d'une navette (Pl. X, fig. 336) — comme si elle était énergiquement étirée à partir des deux pôles.

Le déterminisme de ce phénomène demeure très mystérieux.

L'idée d'étirement — donc d'un comportement passif de la vésicule elle-même — qui vient invinciblement à l'esprit de l'observateur, appelle celle d'organites tracteurs, de centrosomes. On a vu plus haut que les observations faites jusqu'à présent, si elles n'éliminent pas la possibilité de la présence de formations centrosomiennes dans les divisions calliblépharidiennes, n'en apportent toutefois pas la preuve ; les formations polaires *visibles* ne peuvent en effet être considérées que comme des excreta nucléaires. Mais surtout, on imagine mal que des centrosomes exercent une traction s'ils ne prennent pas appui en certains points du cytoplasme ; et les pôles de la cavité nucléaire sont, autant en métaphase qu'en prophase, apparemment dénués de tout dispositif d'ancrage et même éloignés très souvent des zones de cytoplasme dense.

On pourrait songer aussi à une modification de la constitution interne de la vésicule nucléaire, soit orientation moléculaire dans le caryoplasme ou la membrane, soit individualisation de fibres. Rien pourtant, dans les conditions d'une observation normale, ne traduit un tel état de choses, tant en lumière normale qu'en lumière polarisée.

Jusqu'à présent, la division calliblépharidienne est connue chez les Cryptonémiales, dans les genres *Gloiosiphonia, Polyides* et *Dilsea,* et chez les Gigartinales, dans les genres *Calliblepharis, Gigartina, Chondrus, Phyllophora, Cystoclonium, Halarachnion, Solieria.* Les documents ne sont pas encore suffisants pour déterminer si ce caractère est constant au sein de la famille ; peut-être l'est-il au niveau du genre, comme semblent l'indiquer les résultats concordants obtenus au cours de l'étude de plusieurs espèces de *Calliblepharis,* de *Gigartina* et de *Phyllophora.* On peut en tout cas affirmer dès maintenant cette constance au niveau de l'espèce et, à ce titre, ce caractère peut prétendre à être utilisé en systématique ; un trait aussi particulier, intéressant des domaines aussi fondamentaux que l'architecture et la division cellulaire, peut être considéré comme lié à des caractères constitutifs essentiels. Si tel est bien le cas, si la présence de ce caractère est l'indice d'une parenté entre les espèces ou les genres qui le possèdent, il peut être utilisé comme fil directeur dans la compréhension systématique, encore si incertaine, des Gigartinales et des Cryptonémiales.

D'une extension limitée parmi les Floridées, comme on vient de le voir, ce phénomène l'est aussi dans l'ensemble des séries végétales. Il n'a été signalé jusque-là, semble-t-il, que chez les Champignons ; encore les caractères n'en sont-ils pas entièrement comparables à ceux de la division calliblépharidienne elle-même.

Ainsi, une élongation prophasique existerait au cours de la mitose chez certains représentants des Mucorinées, des Saprolégniacées, et

chez *Neurospora,* selon les travaux de C.F. Robinson (1957), A. Bakerspigel (1958, 1959, 1960), et E.S. Dowding et J. Weiger (1960). Mais il n'est pas sûr que ce phénomène soit comparable à ce qui se passe chez les Floridées, car chez ces Champignons, et toujours selon les auteurs ci-dessus, la division nucléaire serait en réalité une amitose.

Une élongation prophasique intervient aussi chez certaines Plasmodiophorales, ainsi qu'on peut en juger d'après les figures publiées par plusieurs auteurs (en particulier O. Winge, 1913 ; J. Terby, 1934 ; G. Feldmann-Mazoyer, 1956). A ce stade, le noyau serait pourvu de centrosomes et d'asters.

Chez *Plasmodiophora bicaudata,* selon G. Feldmann-Mazoyer (*loc. cit.*), cette élongation n'est évidente qu'en méiose ; toutefois, en prophase mitotique et même dans les stades de repos, les noyaux sont pourvus de calottes sidérophiles matérialisant une polarité ; un phénomène comparable a été signalé par J. Terby (*loc. cit.*) chez *Plasmodiophora brassicae.* Ces calottes polaires sont peut-être l'équivalent des formations polaires observables au cours de la plupart des mitoses calliblépharidiennes ; dans les deux cas, en effet, la substance qui les constitue présente une colorabilité identique.

Malgré l'absence — au moins apparente — de centrosomes au cours des divisions calliblépharidiennes et leur présence si souvent constatée pendant la mitose des Plasmodiophorales, on ne peut manquer d'être frappé par la ressemblance entre les deux phénomènes.

Il ne semble pas toutefois que ce caractère soit suffisant pour permettre d'envisager une parenté entre ces deux groupes, qui diffèrent profondément l'un de l'autre par de trop nombreux autres caractères.

B. - LE NUCLÉOLE.

Le nucléole a été considéré tout d'abord comme étant un réservoir de chromatine pendant l'interphase et de ce fait participant directement à l'édification des chromosomes prophasiques. Les travaux modernes, au contraire, démentent ce rôle du nucléole mais montrent en revanche que cet organite intervient activement dans la physiologie de la cellule, en participant à la synthèse des protéines.

Les observations faites au cours des présentes recherches, essentiellement d'ordre morphologique, n'apportent pas de contribution importante dans ce domaine, pas plus qu'elles n'apportent de nouveautés à nos connaissances morphologiques elles-mêmes ; aussi ce chapitre n'envisagera-t-il, brièvement, que les points qui ont paru essentiels.

1. - Morphologie et structure du nucléole.

Dans la plupart des noyaux des Floridées, le nucléole est central, unique et plus ou moins sphérique.

Cependant, des *nucléoles irréguliers, à contours lobés,* se rencon-

trent parfois dans les cellules végétatives banales (principalement dans les cellules initiales), en particulier chez *Peyssonelia squamaria* (Pl. IV, fig. 111 et fig. 115 à 118) et *Polysiphonia brodiaei* (Pl. VIII, fig. 264, 269, 272, 274), mais aussi dans des cellules végétatives spécialisées (cellules axiales et cellules du carposporophyte) et surtout dans les tétrasporocystes indivis, pendant la syncope chromatique ; de beaux exemples ont été rencontrés chez *Polysiphonia* (Pl. XI, fig. 366, 368, 369), *Delesseria* (Pl. XIII, fig. 409) et *Chondrus* (Pl. XVII, fig. 488). Ces contours irréguliers ne sont que le début de la manifestation d'une tendance, fréquente dans ces mêmes catégories cellulaires, à un développement exubérant de l'appareil nucléolaire qui se poursuit par un bourgeonnement, puis par une multiplication du nombre des nucléoles. Déjà signalé par plusieurs auteurs dans les cellules végétatives spécialisées et par M.A. Westbrook (1935) dans les tétrasporocystes de plusieurs espèces, ce phénomène a été observé ici dans ces mêmes organes et de façon frappante. Ainsi, chez *Griffithsia flosculosa,* ce bourgeonnement commence très tôt dans la prophase I et amène la formation de nucléoles accessoires qui grossissent et dont le nombre ne cesse d'augmenter (Pl. XII, fig. 382 et 384) ; puis leurs contours deviennent anguleux (fig. 385) ; leur maximum de développement semble coïncider avec l'apogée de la syncope chromatique.

Au cours de toutes les observations effectuées, le nucléole a paru toujours constitué d'une substance de fond d'apparence homogène, contenant soit des *cavités,* soit des *inclusions cristalloïdes ;* à aucun moment n'a été observé de formation complexe pouvant rappeler le *nucleolonema* décrit par C. Estable et J.R. Sotelo (1951).

Les *cavités nucléolaires* sont quelquefois visibles *in vivo,* dans les nucléoles de grande dimension (surtout nucléoles de tétrasporocystes) sous forme de zone de réfringence particulière ; elles sont parfaitement mises en évidence par des colorations à l'hématoxyline, au vert-lumière ou à la pyronine, grâce auxquelles leur substance se teint fort peu, à l'inverse du reste du nucléole. Il n'est pas du tout certain, d'ailleurs, qu'on ait affaire à de véritables cavités ; l'observation attentive de la plupart des cas montre, en effet, qu'il n'existe pas de solution de continuité entre celles-ci et la substance nucléolaire, et qu'elles seraient plutôt assimilables à des espaces où les constituants chromophiles sont raréfiés. Elles existent parfois dans des cellules végétatives mais le plus souvent elles se rencontrent dans les tétrasporocystes encore indivis où, en général, leur importance, en nombre et en volume, croît avec l'état d'avancement de la prophase I.

Les *inclusions cristalloïdes* présentent des contours anguleux et parfaitement définis, ce qui les distingue des formations précédentes. Elles sont constituées d'une substance homogène, de nature inconnue, mais toujours plus réfringente que la substance de fond ; elles ne se teignent pas par le vert lumière (elles demeurent incolores ou grisâtres après la méthode de Feulgen), mais sont, en revanche, très sidérophiles. On les rencontre dans les cellules somatiques, principalement les initiales, chez de nombreuses espèces, ainsi que dans les tétraspores et surtout dans les tétrasporocystes en prophase I.

Ces inclusions, tout comme les « cavités » nucléolaires, vont de pair avec un grand développement du nucléole et sont caractéristiques

de cellules physiologiquement très actives ; on ignore cependant encore tout de leur signification précise et de leur déterminisme, aussi bien d'ailleurs dans l'ensemble du monde vivant que chez les Floridées.

2. - Composition chimique du nucléole.

Depuis longtemps déjà on sait que le nucléole est un organite riche en acide ribonucléique. Cette substance, dont la mise en évidence histochimique est aisée à l'aide du test de Brachet, est régulièrement présente dans les nucléoles des Floridées, où elle imprègne la substance de fond ; elle existe dans les inclusions cristalloïdes, mais en faible quantité, et celles-ci n'en sont pas des lieux d'accumulation.

Les travaux anciens, favorables à une localisation de la chromatine dans le nucléole pendant l'état de repos du noyau, ont tous été infirmés dès que la méthode de Feulgen a permis de localiser la chromatine avec sûreté et précision ; en particulier, en ce qui concerne les Floridées, les résultats obtenus par M.A. Westbrook (1935), par M. Celan (1941) et par moi-même et qui ont été exposés déjà dans ce travail, sont unanimes à ce propos, comme on a pu le lire plus haut. Et il ne serait pas nécessaire d'insister sur ce point, s'il n'était paru il y a quelques années un travail de J.H. Mullahy (1952) dont les conclusions à ce sujet sont différentes.

Cet auteur, étudiant *Lemanea australis,* a observé, dans la cavité nucléaire, un réseau à filaments Feulgen-négatifs et un nucléole à écorce Feulgen-positive, contenant donc la chromatine. Ces résultats sont en complète opposition avec tous ceux qui, avant ou après, ont été obtenus chez les Floridées à l'aide de la même technique et en particulier ceux de l'étude d'une autre espèce du même genre (cf. p. 501). Il faut en outre remarquer que le mémoire en question n'est pas du tout clair en ce qui concerne la technique employée, l'auteur déclarant : « It is very clear that in *Lemanea,* all of the desoxyribose nucleic acid is localized on the nucleolar surface. Critically differenciated haematoxylin preparations consistently give this picture » et ne produisant, comme illustrations, que des images obtenues à l'aide de colorations à l'hématoxyline. Pour ces raisons, il semble préférable de considérer les résultats de Mullahy comme erronés, au moins jusqu'à ce que la même espèce soit à nouveau étudiée.

Au cours du présent travail, il est parfois arrivé que des nucléoles prennent une teinte rouge ou violacée après passage dans le réactif de Schiff. Mais chaque fois, il a pu être établi que cette coloration n'était que le résultat d'une adsorption de colorant, qu'un lavage plus énergique à l'eau sulfureuse suffisait à éliminer, et non l'indication de la présence de chromatine. En outre, et à une seule occasion (chez *Rhodothamniella ;* cf. p. 489 et Pl. I, fig. 2, 5 et 6), un corps de nature indubitablement chromatinienne et contenu dans le nucléole (ou peut-être seulement plaqué sur lui), a pu être mis en évidence ; mais nous avons vu que ce corps devait être interprété comme un diverticule chromosomique ne faisant pas partie du nucléole ; de semblables accidents existent chez les Plantes supérieures et s'interprêtent de la même manière (G. Hurel-Py, 1936).

On peut donc affirmer qu'à aucun moment le nucléole des Floridées ne constitue un lieu de réserve de la chromatine.

3. - Le cycle nucléolaire.

Au cours du cycle nucléaire, le comportement du nucléole demeure, dans l'ensemble, très comparable à celui des autres végétaux.

Après sa disparition en métaphase, le nucléole se reconstitue en télophase ; malheureusement, la très petite taille des noyaux à ce moment ne permet pas de suivre dans le détail ce processus.

Dans le noyau au repos, ainsi que pendant la première moitié de la prophase, le nucléole peut acquérir un développement remarquable, par un grossissement souvent accompagné de déformation, de bourgeonnement, et aussi par multiplication du corps nucléolaire. Ceci est particulièrement fréquent et évident au cours de la prophase de première division des tétrasporocystes. Ces transformations vont de pair avec une activité physiologique intense des cellules correspondantes et semblent liées à la synthèse de matière vivante.

En fin de prophase ou en métaphase, le nucléole disparaît le plus souvent. Mais parfois il subsiste, au moins un certain temps ; cette persistance, notée déjà par certains auteurs (Cleland, 1919 ; Westbrook, 1935), a été observée à plusieurs occasions au cours du présent travail, notamment chez *Laurencia* (cf. p. 524), chez *Asparagopsis* et surtout chez *Falkenbergia* (cf. p. 517), où d'énormes résidus nucléolaires demeurent présents en métaphase, repoussant complètement la plaque équatoriale sur un côté de la cavité nucléaire (Pl. VI, fig. 206 et 210) ; le faible nombre d'images disponibles, ainsi que la très petite taille des figures, n'ont malheureusement pas permis d'élucider la destinée de ces résidus.

Il est possible que le nombre des cas de persistance métaphasique du nucléole soit plus élevé qu'on le croit, cet organite pouvant, aussi bien à l'hématoxyline qu'au Feulgen, demeurer masqué complètement par les chromosomes de la plaque équatoriale. Bien des figures de prométaphase montrent en effet un nucléole dont ni la colorabilité ni la taille n'ont encore sensiblement diminué et qu'on s'attend à retrouver, au moins en partie, dans la métaphase qui suit. Rappelons que, quelques pages plus haut (p. 609), nous avons été amené à envisager que les substances rejetées par la plaque métaphasique et s'accumulant plus ou moins aux pôles pourraient être d'origine nucléolaire.

DEUXIÈME PARTIE

La place de la méiose et le cycle de développement des Floridées

Notre conception du cycle de développement des êtres vivants sexués revêt un double aspect, morphologique et cytologique. On ne peut prétendre à une certitude au sujet de ce cycle tant qu'on n'y a pas situé exactement la gamie et la méiose. Les études dans ce sens sont encore rares en ce qui concerne les Floridées et l'accroissement de nos connaissances dans ce domaine a été l'un des buts du présent travail.

CHAPITRE V

Les apports du présent travail à la connaissance du cycle cytologique des Floridées

De toutes les données caryologiques originales apportées par les recherches exposées dans ce travail, il en est beaucoup qui viennent seulement en confirmation d'observations antérieures ; mais d'autres, au contraire, sont entièrement nouvelles et même parfois opposées à des idées communément admises jusqu'ici.

Avant de les exposer, il paraît bon de préciser de quelle façon on peut prouver l'existence d'une méiose en un lieu donné.

I. — Un point de méthodologie : comment prouver l'existence d'une réduction chromatique.

On sait qu'en principe la réduction numérique des chromosomes s'accompagne de deux phénomènes cytologiques accessoires mais marquants ; tout d'abord, la présence de deux divisions nucléaires successives, d'où résulte une tétrade de noyaux ; ensuite, l'existence de figures nucléaires particulières et caractéristiques pendant la prophase de première division, qui est dite hétérotypique.

De nombreux auteurs ont pensé pouvoir retourner la proposition précédente et tirer argument de la présence de l'un ou l'autre de ces phénomènes pour affirmer l'intervention d'une méiose au cours des divisions considérées.

La *formation d'une tétrade de noyaux* a été invoquée pour preuve de la méiose par N. Svedelius, dans son ouvrage sur *Bonnemaisonia* (1933) et cette idée, sans y être toutefois aussi nettement exprimée, a imprégné plusieurs de ses études ultérieures concernant des représentants de l'ordre des Némalionales (1939, 1956). Un tel argument ne peut être retenu. On ne voit pas pourquoi, en effet, deux divisions successives d'un noyau — celui-ci serait-il situé dans le carpogone — s'accompagneraient nécessairement d'une méiose. K.M. Drew (1943) a d'ailleurs montré qu'une tétrade se forme au moment des premières divisions du carpogone fécondé chez les *Spermothamnion* sans qu'intervienne de réduction chromatique.

L'*existence de figures hétérotypiques* semble d'une bien plus grande valeur probatoire.

M.A. Westbrook (1935) a montré que, dans les tétrasporocystes où s'accomplit la méiose, la prophase de la division I présente un appareil chromatinien de type longuement filamenteux (le « spirème ») donc très différent de ce même appareil en prophase somatique où les chromosomes, en règle générale, apparaissent en grains ou en très courts bâtonnets. Mes propres recherches n'ont fait que confirmer ces observations.

De même, l'appariement des chromosomes, d'une observation souvent assez aisée, n'a pas son équivalent en prophase somatique.

La diacinèse est, de tous les stades, celui dont la présence a le plus souvent été invoquée pour preuve d'une méiose, bien que ce stade soit parfois difficile à observer chez les espèces à très petits chromosomes où, comme on l'a vu à plusieurs reprises et notamment chez *Lomentaria clavellosa* (fig. 456), *Corallina officinalis* (fig. 471) et *Chondrus crispus* (fig. 485), les bivalents peuvent parfaitement ne montrer aucun signe perceptible de leur nature double. Il faut d'ailleurs se souvenir que le fait de paraître double n'est pas l'apanage exclusif des bivalents, mais peut aussi se rencontrer en mitose somatique lorsque la fissuration des chromosomes est apparente à la fin de la prophase, comme cela a été constaté chez *Rhodymenia palmata* (fig. 166), ainsi que chez *Laurencia* et *Rhodomela* (cf. p. 524).

Mais ces figures hétérotypiques seraient-elles correctement observées et interprétées, qu'elles ne signifieraient qu'une seule chose, à savoir que la prophase de première division est hétérotypique et non que la cinèse est réductionnelle. On a vu, en effet, chez *Lomentaria orcadensis* où l'apoméiose est vraisemblable et chez *Rhodymenia palmata* où elle est effectivement prouvée (cf. p. 599), qu'une division peut être hétérotypique sans pour cela entraîner une réduction du nombre des chromosomes. De tels cas — peut-être plus fréquents qu'on ne le suppose encore — engagent à la plus grande prudence dans l'utilisation de telles preuves qu'on peut qualifier de *qualitatives.*

Une démonstration rigoureuse de la présence d'une méoise en un point donné d'un cycle ne peut reposer que sur des preuves *quantitatives,* constituées par des dénombrements chromosomiques encadrant ce point. Pour pouvoir affirmer qu'il y a eu réduction chromatique au cours d'une cinèse (ou d'une série de cinèses), il faut avoir constaté que le nombre des chromosomes est, postérieurement à celle-ci, moitié moindre que ce qu'il était auparavant. En pratique, on pourra aussi considérer comme méiotique une division nucléaire au cours de laquelle apparaissent, en fin de prophase (diacinèse), moitié moins d'édifices chromatiques qu'il n'y a de chromosomes dans la cellule.

Voilà, semble-t-il, une règle trop négligée jusqu'ici et dont il ne faudrait point se départir. Si on peut, sans trop de risques d'erreur, affirmer l'existence d'une méiose chez une espèce en un endroit donné en se basant uniquement sur la présence de figures hétérotypiques, et par comparaison avec d'autres espèces dont le cycle est parfaitement connu, ce n'est qu'à la condition expresse que le déroulement du cycle morphologique de cette espèce soit parfaitement normal. Dans tous les autres cas, inédits, litigieux ou incertains, on ne peut se dispenser de recourir aux comptages de chromosomes.

Quelles que soient les preuves qui aient été, jusqu'ici, jugées bonnes par les différents auteurs et si on ne prend en considération que les conclusions de ceux-ci, la méiose chez les Floridées a été signalée jusqu'à présent en deux endroits bien différents : d'une part, dans des tétrasporocystes, ou parfois dans des organes (polysporocystes, disporocystes) qui leur sont probablement homologues ; d'autre part, à l'origine du gonimoblaste, lors des premières divisions du zygote.

II. — La méiose dans les tétrasporocystes ou dans les organes homologues (polysporocystes ou disporocystes).

Depuis que S. Yamanouchi (1906) en a démontré la présence dans les tétrasporocystes de *Polysiphonia,* la méiose a été observée dans la même situation chez un assez grand nombre de genres et d'espèces. On sait aussi, depuis Drew (1937) que ce phénomène se retrouve dans des polysporocystes, et S. Suneson (1950) a montré qu'il en était de même dans certains disporocystes produisant des dispores binucléées.

Le présent travail apporte un certain nombre de données qui

permettent d'affirmer la présence d'une méiose, en une telle place, chez plusieurs espèces.

Des dénombrements chromosomiques attestent de façon certaine qu'il en est bien ainsi chez *Antithamnion plumula, Polysiphonia brodiaei, Dilsea carnosa* et *Gracilaria verrucosa,* espèces qui n'avaient fait jusqu'à ce jour l'objet d'aucune investigation caryologique, ainsi que chez *Delesseria sanguinea, Plumaria elegans* et *Furcellaria fastigiata,* espèces pour lesquelles les présents résultats confirment ceux de N. Svedelius (1911), K.M. Drew (1939) et A.P. Austin (1960).

Il a été montré en outre que, chez plusieurs espèces, la prophase de la première division des tétrasporocystes est hétérotypique. Ce fait, chez des espèces à cycle morphologique de type *Polysiphonia* et qui présentent des sporophytes et des gamétophytes en proportion normale, permet d'affirmer la très haute probabilité d'une réduction chromatique au moment de la formation des tétraspores. Tel serait le cas de *Chondria dasyphylla, Nitophyllum punctatum, Lomentaria clavellosa* et *Corallina officinalis,* confirmant les travaux de Westbrook (1928, 1935), Svedelius (1914, 1937) et Yamanouchi (1921), ainsi que de toute une série d'espèces qui n'avaient pas été examinées encore jusqu'à ce jour, ou ne l'avaient été que d'une façon insuffisante : *Griffithsia flosculosa, Wrangelia penicillata, Hypoglossum woodwardii, Polyneura gmelinii, Acrosorium uncinatum, Gonimophyllum buffhamii, Lomentaria articulata, Plocamium coccineum, Chondrus crispus.*

III. — La méiose à l'origine du carposporophyte.

Dans l'Historique (cf. p. 529), on a vu comment Svedelius a élucidé le cycle de développement du *Scinaia furcellata,* en montrant que, chez cette espèce sans tétrasporophytes connus, la réduction chromatique intervient lors de la première division du zygote.

Les preuves avancées par Svedelius ont paru suffisantes à l'époque. Le même résultat ayant été trouvé par la suite chez d'autres espèces également dépourvues de tétrasporophytes, telles que *Nemalion multifidum* (Kylin, 1916 c ; Cleland, 1919), *Batrachospermum moniliforme* (Kylin, 1917), *Asparagopsis armata* et *Bonnemaisonia asparagoides* (Svedelius, 1933), *Lemanea australis* (Mullahy, 1952), l'existence d'une méiose à cet endroit du cycle a été considérée comme une caractéristique des espèces dépourvues de tétrasporophytes.

Cette conception est demeurée pratiquement incontestée jusqu'à nos jours.

Il faut pourtant la remettre en question, ainsi que je l'ai déjà signalé (Magne, 1964 a). Ayant repris l'étude cytologique de la plupart des cas sur lesquels elle repose, j'ai été amené en effet à constater des faits qui amènent invinciblement à penser que, *chez les Floridées sans tétrasporophytes connus, la méiose n'a pas lieu à l'origine du carposporophyte.*

L'importance du débat, qui n'échappera à personne, rend nécessaire un examen attentif des arguments des deux thèses en présence.

A. - LES ARGUMENTS EN FAVEUR DE LA CONCEPTION CLASSIQUE.

Le premier travail cytologique sur la question (Svedelius, 1915) a élucidé le cycle des Floridées sans tétrasporophyte en y montrant la présence d'une méiose zygotique. Mais très rapidement, la proposition s'est inversée plus ou moins consciemment dans l'esprit de certains auteurs et le défaut de tétrasporophyte dans le cycle est devenu un argument pour prouver la présence d'une méiose à l'origine du carposporophyte. Ainsi Kylin, ne possédant pas suffisamment de données cytologiques pour établir la présence de la méiose chez *Bonnemaisonia* n'hésite-t-il pas à écrire : « Die Tatsache, dass *Bonnemaisonia,* soweit wir wissen , keine tetrasporentragende Generation besitzt, spricht aber dafür, dass die Karposporen haploid sind » (1916 b, p. 556). Une telle attitude, qui se retrouve jusque dans des ouvrages très récents, a sans nul doute paralysé l'esprit critique de plusieurs auteurs et l'argument qu'ils apportent ainsi ne peut être retenu.

Un autre argument pourrait être tiré du comportement de certaines Bonnemaisoniacées ; il n'a pas été nettement exprimé encore et on pourrait le formuler de la façon suivante (1) :

Si, en suivant J. et G. Feldmann (1942, p. 149), on admet que chez les Bonnemaisoniacées la détermination du sexe a lieu en même temps que la méiose — c'est-à-dire, selon l'opinion classique, à la première division du zygote — et qu'elle entraîne une sexualisation du carposporophyte et du tétrasporophyte qui lui succèdent dans le cycle, il faut admettre que, réciproquement, la production, par les sporophytes du *Bonnemaisonia hamifera* des côtes européennes, de tétraspores engendrant uniquement des gamétophytes femelles, est une confirmation de la présence de la méiose à cet endroit du cycle.

L'hypothèse de J. et G. Feldmann a le mérite de fournir une explication du cas du *B. hamifera,* insoluble si on suppose que la méiose et la détermination du sexe interviennent dans les tétrasporocystes. Mais elle se heurte à deux objections.

Tout d'abord, la découverte récente (P. Kornmann et P.H. Sahling, 1962), à Helgoland, de plantes mâles appartenant à cette espèce, semble prouver que, contrairement à ce qui était admis (W. Koch, 1950), les tétraspores de *Trailliella intricata* peuvent donner naissance aussi bien à des pieds mâles qu'à des pieds femelles. Toutefois, l'origine exacte de ces pieds mâles demanderait à être précisée, car, dans l'état actuel des choses, on peut tout aussi bien supposer qu'ils sont les représentants d'une seconde souche de *Trailliella* récemment introduite en Europe et dont les tétraspores n'engendreraient que des gamétophytes mâles.

Ensuite, le postulat qui sert de base à cette hypothèse, et selon lequel la détermination du sexe serait liée à la méiose chez les Rhodophycées dioïques, est en contradiction avec les résultats apportés par les cultures de Floridées les plus poussées obtenues jusqu'à présent.

(1) D'après M. J. Feldmann (comm. pers.).

Celles-ci montrent en effet que, fréquemment, les gamétophytes mâles âgés peuvent porter des organes femelles et sont, de ce fait, potentiellement bisexués (H. Hassinger-Huizenga, 1953 ; K.M. Drew, 1955 ; O. Sundene, 1959). Le déterminisme du sexe chez les Floridées dioïques serait donc phénotypique, comme il l'est d'ailleurs pour les espèces monoïques.

On ne peut donc accepter sans réserve la thèse de J. et G. Feldmann ; quant au cas du *B. hamifera,* il semble préférable de le laisser encore inexpliqué, en attendant des informations supplémentaires.

Les arguments essentiels de la théorie classique demeurent les *preuves cytologiques directes* contenues dans les travaux de N. Svedelius (1915, 1933), H. Kylin (1916 a, 1916 b, 1917), R.E. Cleland (1919) et J.H. Mullahy (1952). Mais, en les examinant attentivement, on est surpris de n'en trouver que très peu qui soient susceptibles d'étayer efficacement une conception aussi importante.

Reprenons en détail ces travaux.

1° Chez *Scinaia,* Svedelius (1915) pense prouver l'existence d'une méiose dans l'une des cellules hypogynes du rameau carpogonial. D'une part, il y a constaté l'existence de stades de division caractéristiques d'une prophase méiotique, d'autre part, il s'est livré à des dénombrements chromosomiques avant et après cette cinèse considérée comme réductionnelle.

Or, lorsqu'on revoit les figures présentées par l'auteur à l'appui des numérations chromosomiques, on découvre avec un certain étonnement que ces dernières ont manifestement été pratiquées *sur des noyaux au repos,* comme cela a déjà été indiqué plus haut (p. 600). Les granules de chromatine y sont en effet *toujours* indéniablement connectés par des trabécules prouvant que la mi-prophase n'est pas même encore atteinte (voir, à cet effet, les figures n° 12, 13, 16 n et 24 du mémoire de 1915), et aucun doute n'est plus permis lorsque l'auteur s'adresse à des carpospores non libérées, au noyau parfaitement quiescent (voir sa fig. 30). Peut-on raisonnablement accorder crédit à des résultats ainsi obtenus ?

Des deux stades de prophase hétérotypiques figurés par Svedelius, l'un (o.c. fig. 19 d), censé représenter un stade filamenteux (« spirème »), ne peut en toute rigueur être accepté pour tel, car il est beaucoup trop semblable à d'autres stades purement somatiques (fig. 16 c, *o.c.*). Les autres figures présentent bien des diacinèses d'aspect caractéristique, mais un seul stade de prophase suffit-il à prouver une théorie aussi importante ?

2° Le comportement cytologique du *Nemalion* nous est connu par les deux travaux, concordants, de Kylin (1916) et de Cleland (1919).

La contribution de Kylin est relativement sommaire. De la première division du noyau dans le carpogone fécondé, il n'a vu qu'une image de fin de prophase, où les chromosomes sont doubles ; il l'interprète comme une diacinèse, et la caryocinèse dont elle fait partie, comme une méiose. Cela semble confirmé par le fait que le nombre de ces « bivalents » est le même que celui des chromosomes dans les spermaties, donc haploïde ($n = 10$). Ce nombre se retrouverait aussi

au cours des mitoses dans le carposporophyte, bien qu'ici l'auteur soit beaucoup moins précis (1).

Le travail de Cleland est plus abondamment illustré et présente toute une série d'images de la prophase de première division du carpogone. Pour l'auteur, il s'agit sans aucun doute d'une prophase hétérotypique. Pourtant, un critique averti reste dans le doute devant ces figures qui sont loin d'avoir les traits si caractéristiques des images de méiose et qui, ainsi que l'écrivait déjà Drew (1944), peuvent être interprétées de façon variée. En fin de prophase, Cleland a compté huit chromosomes, aussi bien dans l'appareil végétatif et les spermaties que dans la lignée carposporophytique.

3° Chez *Batrachospermum*, Kylin (1917) a figuré, dans le carpogone fécondé et en cours de division, un stade de fin de prophase contenant 10 masses chromatiques doubles, ce nombre 10 étant le nombre haploïde de chromosomes, identique à celui trouvé dans les spermaties. Ce serait là une diacinèse, prouvant l'existence d'une méiose à cet endroit. Plus récemment, T. Yoshida (1959) a étudié caryologiquement une espèce indéterminée appartenant au même genre ; ayant observé, dans des noyaux considérés comme prophasiques, des chromosomes en nombre à peu près équivalent dans les cellules du gamétophyte et dans celles du carposporophyte, il pense, sans être très affirmatif, que l'espèce étudiée doit être haplophasique.

4° Chez *Helminthora*, Kylin (1928) a retrouvé des conditions identiques à celles décrites par lui-même chez *Batrachospermum*.

5° Chez *Bonnemaisonia*, Kylin (1916 b) toujours, sans pouvoir conclure fermement à la présence d'une méiose dans le carpogone fécondé, y décrit cependant une fin de prophase contenant des éléments — bivalents ou chromosomes simples ? — en nombre voisin de celui des chromosomes des cellules végétatives du gamétophyte.

Reprenant l'étude de cette même espèce, Svedelius (1933) est beaucoup moins prudent ; il prétend démontrer l'existence de la méiose par la présence d'une tétrade de noyaux qui serait issue de la division du noyau zygotique et par l'existence de figures de diacinèse. A la vue des illustrations fournies (*o.c.*, fig. 47 b et 47 c), relatives à ces dernières, on ne peut que demeurer très sceptique, comme l'a déjà été Drew (1944, p. 109). Quant à la présence d'une tétrade invoquée pour preuve, nous avons vu plus haut ce qu'il faut en penser, et d'autre part je dois ajouter que, au cours de mon étude du développement du carposporophyte de *Bonnemaisonia*, dont une partie seulement a été publiée (Magne, 1960 a), j'ai pu observer une dizaine de stades correspondant aux figures 47 e et 47 g du mémoire de Svedelius sans jamais rencontrer la moindre trace de tétrade.

6° Dans ce même mémoire (1933) est aussi examiné le comportement cytologique d'*Asparagopsis*. Selon Svedelius, il serait identique à celui de *Bonnemaisonia*. Malheureusement les preuves apportées ne sont pas plus convaincantes ; aucun cytologiste expérimenté, en effet, ne consentirait à accepter pour des diacinèses les images que montrent

(1) « Die Zahl 10 scheint mir viel wahrscheinlicher as die Zahl 20 » (*o.c.*, p. 258).

ses figures 27 c et 27 d, où les noyaux présentent des granules de chromatine encore abondamment connectés par des anastomoses.

7° Mullahy (1952), étudiant *Lemanea,* et ne pouvant déceler avec certitude la méiose dans le carpogone, avance — sans grande conviction — un certain nombre de raisons d'admettre que ce phénomène doit tout de même avoir lieu pendant le développement du carposporophyte.

Malheureusement, ces raisons ne tiennent pas devant un examen approfondi. C'est ainsi qu'on ne peut, comme le fait Mullahy (*o.c.,* p. 477), se baser sur la taille d'un nucléole pour déterminer si le noyau qui le contient est haploïde ou diploïde. En outre la fig. 53 du mémoire, que l'auteur considère comme une diacinèse, peut tout aussi bien s'interpréter comme une fin de prophase *mitotique* aux chromosomes nombreux et par endroits rapprochés fortuitement au point de simuler des gemini. Enfin, la preuve maîtresse, tirée de l'égalité du nombre des chromosomes dans l'appareil végétatif et dans le carposporophyte, repose sur des comptages effectués, en ce qui concerne ce dernier, sur des plaques métaphasiques (voir *o.c.,* fig. 46 et 47). Or il a déjà été question plus haut, dans le chapitre sur la mitose (p. 599), de la structure de ces plaques chez les Floridées, où elles sont extrêmement denses et, de ce fait, indéchiffrables ; et c'est en particulier le cas chez *Lemanea,* comme j'ai pu m'en rendre compte par moi-même. Je doute donc très fortement que l'auteur ait pu, *à l'hématoxyline,* obtenir des préparations sur lesquelles, *à ce stade,* les chromosomes soient dénombrables.

8° Dans une étude récente (1956), Svedelius a pensé retrouver une méiose à l'origine du carposporophyte chez *Pseudogloiophloea,* mais les preuves qu'il avance sont insuffisantes pour constituer une démonstration de la présence du phénomène.

Dans ces travaux — dont on peut constater combien le nombre est réduit — les preuves invoquées par les différents auteurs pour établir l'existence d'une méiose à l'origine du carposporophyte se ramènent à la constatation de trois ordres de faits : la formation d'une tétrade à l'emplacement de la division supposée réductrice, l'existence de figures caractéristiques de la prophase hétérotypique, des dénombrements chromosomiques encadrant le lieu supposé de la méiose.

De la première méthode de preuve, Drew (1944, p. 109) a déjà fait justice, et de façon péremptoire, semble-t-il.

De la seconde, basée sur l'existence de figures hétérotypiques, nous avons vu plus haut (cf. p. 623) la fragilité ; il convient d'en proscrire l'emploi dans les cas délicats. L'utiliserait-on, même, qu'il faudrait au moins disposer de figures indéniablement hétérotypiques. Or la plupart des illustrations apportées par les auteurs qui pensent avoir observé de tels stades demeurent d'une interprétation très discutable : songeons aux images de début de prophase chez *Nemalion,* fournies par Cleland, si peu convaincantes, ainsi qu'aux diacinèses (?) observées par Svedelius chez *Bonnemaisonia* et *Asparagopsis,* où les bivalents supposés sont encore reliés les uns aux autres par des appendices filamenteux.

Restent les preuves apportées par des dénombrements chromosomiques. La plupart des travaux font état de dénombrements prati-

qués à la fois dans le gamétophyte et lors de la prophase de la première division nucléaire dans le carpogone fécondé : selon les auteurs, le nombre des éléments chromatiques est comparable en ces deux endroits chez *Scinaia, Nemalion, Batrachospermum, Helminthora, Bonnemaisonia, Lemanea.* Si ces comptages sont exacts et si la fécondation a bien eu lieu, de tels résultats prouvent que l'appariement des chromosomes est effectivement réalisé chez ces espèces au cours de la prophase de première division du carpogone et que celle-ci est bien méiotique.

Toutefois, il ne faut accueillir de tels résultats qu'avec circonspection. Déjà, des réserves ont été faites au sujet de la façon dont ces dénombrements ont été pratiqués, par Svedelius chez *Scinaia,* et par Mullahy chez *Lemanea.* De plus, et surtout, il faut avoir présent à l'esprit que toutes ces études ont été exécutées à l'hématoxyline, méthode particulièrement délicate s'il en est, appliquée dans le cas présent à des espèces à petits noyaux et d'une manipulation histologique difficile : la découverte d'erreurs parmi des résultats obtenus dans des conditions si précaires ne devrait pas causer de surprise exagérée.

B. - LES ARGUMENTS CONTRAIRES A LA THÉORIE CLASSIQUE.

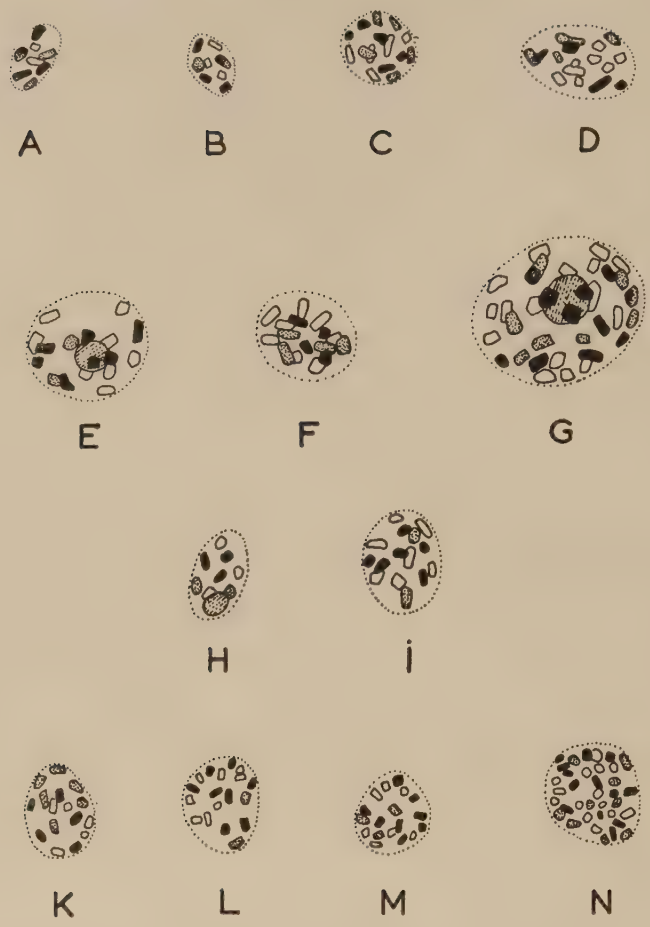
Alors que les détails du déroulement de la méiose dans les tétrasporocystes des Floridées commencent à nous être bien connus, on ne peut en dire autant quand elle est supposée se placer à la première division du zygote. Sur ce dernier point, la littérature est réduite aux quelques ouvrages cités plus haut et ne nous apporte que très peu de renseignements, limités à des observations de diacinèses pas toujours caractéristiques et aux figures discutables de Cleland.

Afin de combler cette lacune, j'ai repris l'étude caryologique d'un certain nombre d'espèces chez lesquelles la méiose est censée se produire dans le zygote. J'ai eu alors la surprise de constater qu'en réalité, chez aucune de ces espèces, il ne pouvait y avoir réduction numérique des chromosomes immédiatement après la fécondation, le carposporophyte se révélant toujours diploïde.

Les faits observés ont déjà été brièvement signalés dans une série de Notes, mais il n'est pas inutile d'y revenir.

1° Chez *Nemalion helminthoides,* ainsi que je l'ai déjà fait connaître (Magne, 1961 a), j'ai pu vérifier à plusieurs reprises que les noyaux des cellules végétatives des gamétophytes (fig. A, p. 630) et des spermaties (fig. B, p. 630) renfermaient 8 chromosomes comme l'ont vu Wolfe et Cleland, et non 10 comme le prétend Kylin. D'autre part, l'examen des mitoses dans les filaments du carposporophyte (fig. C, p. 630) et aussi dans les plantules nées des carpospores (fig. 26, Pl. I ; fig. D, p. 630) m'a montré que les noyaux y sont diploïdes avec $2n = 16$.

Il faut noter ici que Wolfe avait déjà, le premier, et à l'aide d'arguments raisonnables, montré qu'au début de son développement le carposporophyte est bien diploïde. Mais ensuite, quittant le terrain solide des numérations chromosomiques répétées, il a admis sans



Images de fin de prophase chez des Floridées à cycle considéré jusqu'ici comme étant haplophasique.

Fig. A à D, *Nemalion helminthoides ;* A : dans une cellule végétative du gamétophyte (8 chromosomes) ; B : dans une spermatie (8 chromosomes) ; C : dans un des filaments du gonimoblaste (15 chromosomes visibles) ; D : dans une cellule d'une plantule issue d'une carpospore (16 chromosomes).

Fig. E à G, *Lemanea rigida ;* E : dans une cellule du sommet végétatif du gamétophyte (17 chromosomes sont visibles, ainsi que le nucléole) ; F : dans une cellule-mère de spermatocyste (16 chromosomes visibles) ; G : dans un des filaments du gonimoblaste (33 chromosomes et le nucléole sont visibles).

Fig. H et I, *Scinaia furcellata ;* H : dans une cellule initiale du gamétophyte (8 chromosomes et le nucléole sont visibles) ; I : dans une plantule issue d'une carpospore (15 chromosomes visibles).

Fig. K à N, *Bonnemaisonia asparagoides ;* K : dans le sommet végétatif du gamétophyte (16 chromosomes visibles) ; L : dans une spermatie (18 chromosomes) ; M : dans les cellules nourricières du rameau carpogonial (18 chromosomes) ; N : dans un jeune carposporophyte (36 chromosomes).

preuves que la méiose devait intervenir avant la formation des carpospores.

2° Chez *Lemanea rigida,* les conclusions de Mullahy (1952) sur le comportement cytologique de ce genre n'ont pu être vérifiées (Magne, 1961 b).

Les cellules du carposporophyte, même déjà bien développé, possèdent environ 34 chromosomes (fig. 44, Pl. II ; fig. G, p. 630), soit le double du nombre trouvé dans les cellules végétatives du gamétophyte (fig. 40, Pl. II ; fig. E, p. 630) et dans les cellules-mères des spermatocystes (fig. F, p. 630).

3° Chez *Scinaia furcellata,* on retrouve des faits semblables (Magne, 1961 b). Le nombre haploïde de chromosomes, compté dans le point végétatif, est, semble-t-il, de 8 (fig. 63, Pl. II ; fig. H) ; il est de 16 environ dans les noyaux des plantules issues des carpospores (fig. I, p. 630).

4° Chez *Bonnemaisonia asparagoides,* enfin, comme j'ai pu le montrer déjà (Magne, 1960 a), le nombre chromosomique haploïde est de 18, ainsi que l'avait indiqué Svedelius (1933), et les éléments du carposporophyte sont diploïdes.

Le nombre haploïde s'observe dans le gamétophyte, aussi bien dans les cellules végétatives (fig. K, p. 630) que dans les spermaties (fig. L, p. 630) ou les cellules nourricières du rameau carpogonial (fig. M, p. 630).

Les dénombrements chromosomiques à différents stades de développement du carposporophyte montrent que les cellules de celui-ci renferment environ 36 chromosomes (fig. N, p. 630) ; la fin de la prophase de la première division du zygote a pu être observée et a permis de constater que les chromosomes, en nombre diploïde, ne sont pas associés par paires, ce qui élimine la possibilité d'une diacinèse.

On ne peut manquer de prendre en considération de tels résultats qui, reposant sur des dénombrements chromosomiques — la plus sûre des méthodes — et obtenus à l'aide de préparations colorées au Feulgen — la plus sûre des techniques dont on dispose actuellement — possèdent une très haute valeur probatoire, bien supérieure, aux yeux de tout observateur averti, à celle des arguments fournis à l'appui de la conception classique, qu'ils contredisent chaque fois qu'ils leur sont confrontés.

La conception svedelienne du cycle cytologique des Floridées sans tétrasporophytes s'appuyait sur des démonstrations relatives à huit genres. Chez quatre de ceux-ci, j'ai démontré qu'elle n'était pas fondée, et chez deux autres (*Asparagopsis* et *Pseudogloiophloea*) que les preuves apportées étaient insuffisantes ; chez l'un des derniers (*Batrachospermum*) j'ai montré que les très petites dimensions des noyaux ne permettaient pas d'en tirer des conclusions. Ajoutons à ceci que l'étude cytologique des Bangiées conduit également — ainsi que je l'ai déjà montré chez *Porphyra* (1952) et chez *Rhodochaete* (1960 b) — à nier chez celles-ci l'existence d'une méiose zygotique, contrairement à l'opinion couramment admise jusqu'ici.

De tels faits, qui entraînent l'effrondrement de la conception classique, conduisent invinciblement à admettre que, chez les Rhodophycées, *il n'existe probablement jamais de méiose à l'origine du carposporophyte.*

Cette hypothèse une fois adoptée — comme elle l'est, précisons-le bien, dès les présentes lignes de ce mémoire — on ne peut plus considérer, comme siège de la méiose chez les Floridées, d'autre lieu *démontré* que les tétrasporocystes (ou leurs homologues). Il devient donc logique de supposer que *la méiose, chez les Floridées, ne se produit jamais que dans des tétrasporocystes ou dans leurs équivalents* (*polysporocystes ou disporocystes*).

Ceci n'implique pas que la réciproque soit vraie, c'est-à-dire que tout tétrasporocyste (ou assimilé) soit forcément le siège d'une réduction chromatique. De tels organes peuvent au contraire présenter un développement apoméiotique ; ce cas demeure vraisemblable chez *Lomentaria orcadensis,* bien que la démonstration doive être considérée comme encore à faire (cf. p. 598) ; il est démontré (sur la base de dénombrements chromosomiques) chez *Dermatolithon corallinae* et *D. litorale,* d'après Suneson, ainsi que chez *Rhodymenia palmata* (cf. p. 598).

CHAPITRE VI

Les différents cycles des Floridées

I. — Connaissances actuelles sur l'aspect morphologique du cycle des Floridées.

Ainsi qu'il a été dit déjà, notre connaissance des cycles de développement des Floridées est à base de données morphologiques et cytologiques.

L'idéal, pour la recherche de celles-ci, est sans doute la culture des différentes espèces en laboratoire afin de pouvoir, chez chacune d'elles, constater *de visu* la succession des aspects morphologiques du cycle et, conjointement, par des prélèvements soumis à l'analyse chromosomique, suivre le déroulement de ses différentes étapes cytologiques.

Un tel programme a été mené à bien par H. Hassinger-Huizenga (1953) chez *Callithamnion corymbosum :* par des cultures poursuivies pendant plusieurs années, l'auteur a pu, à partir d'une souche unique, obtenir successivement, et jusqu'à neuf fois, le développement complet de l'espèce ; de nombreux comptages de chromosomes, pratiqués à différents stades, ont confirmé la présence — jusque-là supposée seulement — de la méiose dans les tétrasporocystes et l'alternance régulière d'une haplophase et d'une diplophase.

Ce travail est malheureusement demeuré unique dans l'histoire des recherches concernant les Floridées.

Chez les autres espèces, les connaissances dont nous disposons dans les deux domaines, cytologique et morphologique, ont été acquises indépendamment les unes des autres. Et si les données cytologiques sur lesquelles on vivait jusqu'alors se sont révélées en partie erronées, les données morphologiques établies de façon indiscutable, c'est-à-dire par l'observation des faits sur des algues en culture, ne concernent qu'un petit nombre d'espèces et sont le plus souvent fragmentaires.

J.F. Lewis (1909) a été le premier à suivre expérimentalement la destinée des carpospores et des tétraspores et à démontrer, chez *Griffithsia globulifera,* que les premières engendrent des tétrasporophytes et les secondes des gamétophytes.

Chez *Halarachnion ligulatum,* H. Dammann (1930) a obtenu, à partir de carpospores, de minuscules tétrasporophytes inconnus dans la nature.

J. et G. Feldmann (1942) ont montré, par des cultures, que chez un certain nombre de Bonnemaisoniacées les carpospores donnaient naissance à un tétrasporophyte nain très différent du gamétophyte, et considéré jusqu'alors comme un représentant d'une autre espèce ; ainsi, l'*Hymenoclonium serpens* n'est autre que le tétrasporophyte du *Bonnemaisonia asparagoides* et le *Falkenbergia rufolanosa* celui de l'*Asparagopsis armata*. Ces auteurs ont en outre émis l'hypothèse que le *Trailliella intricata* pourrait être le tétrasporophyte du *Bonnemaisonia hamifera*, ce qui s'est trouvé vérifié de façon éclatante lorsque Koch (1950) obtint des individus de cette dernière espèce à partir de tétraspores de *Trailliella*.

K.M. Drew (1955 a), cultivant *Antithamnion spirographidis*, a pu constater chez cette espèce que les gamétophytes dérivent bien de tétraspores, et les tétrasporophytes de carpospores.

Enfin, le développement complet — c'est-à-dire avec retour au stade ayant constitué le point de départ des cultures — n'a encore été observé avec certitude que chez *Callithamnion corymbosum* (H. Hassinger-Huizenga, *l.c.*) et chez *Antithamnion plumula* (O. Sundene, 1959).

Ce très bref exposé montre que, dans tous les cas où on a pu obtenir à partir de spores des individus de nature identifiable (soit par leurs fructifications, soit par leur morphologie particulière, comme c'est le cas chez les Bonnemaisoniacées), on a constaté que les tétraspores engendraient des gamétophytes et les carpospores des tétrasporophytes. Aucune culture n'a, jusqu'à présent, permis d'obtenir des gamétophytes à partir de carpospores.

II. — Les cycles des Floridées, selon les conceptions actuelles.

On a vu, dans l'historique placé au début de cet ouvrage, comment est née la première interprétation cohérente du cycle des Floridées, proposée par Svedelius, en 1915, à la suite de son étude de *Scinaia furcellata*. Se basant sur les résultats de cette dernière et sur ceux que Yamanouchi, quelques années auparavant, avait obtenus chez *Polysiphonia*, Svedelius répartit les Floridées en deux grands groupes, les haplobiontes et les diplobiontes, dont la définition a été donnée déjà.

On a vu également que la réalité s'est montrée beaucoup plus complexe que ne l'avait pressenti Svedelius et que la conception initiale de cet auteur n'avait pu rendre compte de plusieurs cas particuliers découverts par la suite, tels que ceux des Phyllophoracées à tétrasporoblastes (1), des Némalionales à carpotétraspores et des Bonnemaisoniacées à tétrasporophytes.

Dès lors, pour pouvoir accueillir ces nouveaux types de cycles, il devenait nécessaire d'abandonner la classification de Svedelius, trop étroite, et d'élaborer un cadre nouveau, plus souple et plus ample, capable de coordonner les anciennes données et les acquisitions récentes ou même futures.

(1) Le terme est de G. Schotter.

Plusieurs solutions ont été proposées au cours de ces vingt dernières années. Il ne peut être question, dans le cadre de cet ouvrage, de les exposer et de les commenter toutes en détail ; la plupart, d'ailleurs, dépassent le cadre systématique imposé ici et envisagent l'ensemble du règne végétal. Contentons-nous d'en relever les tendances les plus marquantes.

De bonne heure, on a constaté que, rien qu'au sein des Floridées, il existait des espèces à cycles morphologiques comparables mais à cycles cytologiques différents ; de ce fait, le cycle cytologique n'est pas obligatoirement superposable au cycle morphologique. Cette remarque, formulée pour la première fois par J. et G. Feldmann (1939 a et 1939 b) à propos des Bonnemaisoniacées et soulignée par M. Chadefaud (1940), n'a cessé d'imprégner les œuvres des auteurs suivants qui ont reconnu indispensable de dissocier, dans le mode d'exposition des différents cycles, les deux points de vue morphologique et cytologique.

Pour cette raison, plus que pour éviter des confusions avec d'autres mots de consonnance voisine, comme le pensait G. Hygen (1945), il a fallu bannir les termes d'haplobionte et de diplobionte, trop chargés d'un contenu à la fois morphologique et cytologique : un nouveau vocabulaire était nécessaire.

K.M. Drew (1944, 1955 b), critiquant les termes de cycle et de génération couramment employés dans ce domaine, décrit le développement par une double succession de *phases,* les unes somatiques (= morphologiques), les autres nucléaires (= cytologiques), et pas obligatoirement superposables.

J. Feldmann (1952), pour sa part, a répugné à la création d'un nouveau vocabulaire ; il ne retient, pour traduire l'évolution des différentes étapes du développement chez les Algues, que la notion courante d'*alternance morphologique de générations* et celle d'*alternance de phases cytologiques* définie déjà par P. Vuillemin (1907).

D.J. et V.J. Chapman, tout récemment (1961), ont proposé une terminologie qui, s'inspirant des travaux de leurs devanciers, cumulent certains de leurs avantages. Le résultat est un système complexe et très technique, d'une mise en œuvre difficile et qui a été fortement critiqué par P.S. Dixon (1963 b). Ce dernier auteur, à son tour, suggère de ne désigner les différents cycles que par référence à des *types* soigneusement définis (type *Polysiphonia,* type *Bonnemaisonia,* etc.) dont le nombre serait modifiable en fonction des progrès de nos connaissances et qui pourraient sans inconvénient concerner des espèces au cycle encore imparfaitement connu.

Outre cette recherche d'une terminologie, la plupart des auteurs se sont attachés à considérer les différents cycles rencontrés chez les Rhodophycées d'un point de vue phylogénétique.

Dès 1931, Svedelius a abordé le problème en montrant que le cycle des Floridées haplobiontes avait pu engendrer celui des diplobiontes par un retard dans l'intervention de la méiose au cours du développement ; par suite de cette modification, chaque gamie est compensée par de nombreuses méioses et non plus par une seule, ce qui entraîne une augmentation du nombre des possibilités évolutives pour les diplobiontes, expliquant leur degré d'évolution plus avancé.

A nouveau, en 1956, Svedelius a affirmé l'antériorité du cycle des haplobiontes, en s'appuyant sur de nouveaux arguments. L'idée a été reprise par D.J. et V.J. Chapman (1961).

Pour l'école française, l'évolution se serait faite au contraire en sens inverse, les cycles des espèces sans tétrasporophytes étant supposés dériver de cycles plus complexes.

M. Chadefaud (1940) a été le premier à exprimer cette idée.

Selon les conceptions de cet auteur (1940, 1952), tous les cycles actuellement connus chez les Rhodophycées dériveraient d'un cycle primitif comportant la succession suivante : gamétophytes haploïdes, filaments carposporogènes diploïdes et tétrasporophytes eux aussi diploïdes, c'est-à-dire d'un cycle identique à celui des *Polysiphonia*. A partir de celui-ci et par le jeu d'un certain nombre de mécanismes évolutifs pour la plupart régressifs, seraient apparus :

1° le cycle à « némathécies » de certaines Gigartinales (celles qui, ci-dessus p. 634, ont été appelées Phyllophoracées à tétrasporoblastes), à la suite d'une accélération du développement ayant amené la suppression des filaments carposporogènes ;

2° le cycle des Bonnemaisoniacées (avec méiose à l'origine du carposporophyte selon N. Svedelius (1933), et tétrasporophyte nain selon J. et G. Feldmann (1942), à la suite d'un transfert de la réduction chromatique des tétrasporocystes au zygote, et de la réduction du tétrasporophyte ;

3° le cycle des espèces à carpotétraspores, à partir du cycle précédent et à la suite de la disparition totale du tétrasporophyte et d'autre part de la substitution de carpotétraspores aux carpospores ;

4° le cycle des *Nemalion*, enfin, à la suite de la perte, par le cycle précédent, de la faculté de former des carpotétraspores.

Selon J. Feldmann (1952), l'évolution aurait été plus complexe.

Le cycle originel des Rhodophycées aurait comporté trois générations *indépendantes et morphologiquement identiques*, un gamétophyte haploïde et deux sporophytes successifs et diploïdes ; le premier de ceux-ci, issu d'un zygote libéré avant division, aurait pu produire à la fois des gamètes (diploïdes), des spores directes et des spores méiotiques, tandis que le second, issu des spores directes du premier, aurait produit seulement des spores méiotiques.

En un premier temps de l'évolution, le premier de ces deux sporophytes serait devenu *parasite* du gamétophyte, subissant corrélativement une réduction de son appareil végétatif, et constituant le carposporophyte que nous connaissons actuellement.

Puis à son tour, et par le jeu de mécanismes analogues à ceux conçus par M. Chadefaud, ce cycle intermédiaire aurait engendré :

1° le cycle des espèces à carpotétraspores, par disparition du second sporophyte et perte, par le premier, de la faculté de produire des spores directes et des gamètes ;

2° le cycle des espèces à tétrasporoblaste, par disparition du premier sporophyte et son remplacement par le second, à appareil végétatif réduit parce que parasite ;

3° le cycle des espèces de type *Polysiphonia,* par perte, par le premier sporophyte, de la faculté de produire spores méiotiques et gamètes. En réalité, il y aurait eu d'abord apparition d'un tel type pour des espèces à faible nombre de chromosomes, comparables aux Némalionales diplobiontes (*Galaxaura,* cf. Svedelius, 1942), et les Rhodophycées diplobiontes les plus évoluées en auraient dérivé ensuite par polyploïdisation.

Enfin, un déplacement de la méiose, analogue à celui imaginé par Chadefaud, permettrait d'interpréter, à partir du cycle des Némalionales diplobiontes, le cycle de type *Bonnemaisonia* et celui de type *Scinaia,* ce dernier pouvant aussi dériver, par la même modification, de celui des espèces à carpotétraspores.

III. — Les cycles des Floridées, selon les conceptions nouvelles suggérées par les résultats du présent travail.

La *terminologie utilisée* a, on vient de le voir, une grande importance.

Sans contester la valeur, due en partie à sa grande simplicité, de la méthode des types préconisée par Dixon, on peut malgré tout demander à une nomenclature d'être explicative en même temps que descriptive, dans la mesure, bien entendu, où elle demeure souple et n'oblige pas à recourir à des termes trop spécialisés. La terminologie proposée par J. Feldmann, de plus en plus largement acceptée, répond à ces exigences et sera utilisée ici autant qu'il sera possible.

J. Feldmann (1952) a distingué, dans tout cycle, un aspect morphologique et un aspect cytologique. Le premier se traduit par une alternance de générations. Selon le nombre de celles-ci, il est mono-, di- ou trigénétique ; ce dernier cas existe chez les Floridées, chez lesquelles on peut rencontrer trois générations différentes, le gamétophyte, le carposporophyte et le tétrasporophyte. L'aspect cytologique se traduit par l'alternance d'une phase haploïde et d'une phase diploïde, dont l'importance varie selon la place de la méiose dans le cycle ; si celle-ci précède immédiatement la fécondation, tout le cycle s'effectue en diplophase et est alors *diplophasique ;* si, au contraire, elle suit immédiatement la fécondation, le zygote seul est diploïde et le cycle est dit *haplophasique ;* si, enfin, la méiose a lieu après un certain développement du zygote et avant la formation de nouveaux gamètes, elle sépare dans le cycle deux phases, l'une haploïde, l'autre diploïde, et le cycle est dit *haplodiplophasique.*

Ainsi, la grande majorité des Rhodophycées, à cycle identique à

celui des *Polysiphonia* (*diplobiontes* de Svedelius), et où existent gamétophyte, carposporophyte et tétrasporophyte, avec méiose à la formation des tétraspores, possèdent un *cycle trigénétique* et *haplodiplophasique ;* les *haplobiontes,* au sens de Svedelius, chez lesquels on rencontre seulement un gamétophyte et un carposporophyte, et où la réduction chromatique a lieu immédiatement après la fécondation, ont un *cycle digénétique* et *haplophasique.*

P. Martens (1954) a critiqué l'emploi, dans certains cas abusifs, des expressions « alternance de générations » et « alternance de phases », ainsi que du terme de « phase » lui-même ; celui-ci n'est acceptable, écrit cet auteur, que pour un tronçon de cycle comportant au moins une mitose somatique. Mais tout récemment S. Jónsson (1962) a montré, à propos des Acrosiphoniacées, que cette conception trop étroite du terme de « phase » ne pouvait être acceptée.

En ce qui concerne les Floridées, ainsi qu'on va le voir, l'emploi de la terminologie de J. Feldmann demeure parfaitement légitime, car à aucun moment elle ne donne prise aux critiques ci-dessus.

Les moyens d'expression étant ainsi précisés, résumons brièvement les *données de base* rassemblées dans les pages précédentes.

Du point de vue morphologique, les quelques cultures menées à bien ont montré invariablement que les tétrasporophytes dérivaient de carpospores et les gamétophytes, de tétraspores.

Du point de vue cytologique, nous avons abouti à cette conclusion que la méiose n'a probablement jamais lieu à la division du zygote, mais se trouve toujours associée à la formation de tétraspores (ou de spores comparables à celles-ci). Il en découle immédiatement, comme je l'ai déjà signalé (Magne, 1964 a), que les Floridées haplobiontes de Svedelius n'existent vraisemblablement pas ; le cycle des espèces considérées jusqu'à présent comme telles ne peut pas être haplophasique et digénétique, comme le veut la théorie classique ; il est en réalité haplo-diplophasique et trigénétique ; haplodiplophasique, parce que l'absence de méiose après la fécondation introduit *ipso facto* une diplophase dans le cycle ; trigénétique, parce que les carpospores, diploïdes, ne peuvent donner naissance qu'à une génération diploïde, laquelle ne peut être un nouveau gamétophyte.

Cette hypothèse, qui a paru téméraire lorsque je l'ai formulée pour la première fois en 1961, a reçu tout récemment une première confirmation à propos de *Liagora farinosa,* espèce considérée jusqu'à présent comme haplophasique et digénétique. En effet, H.A. von Stosch (1964), en en cultivant les carpospores, a obtenu des plantes analogues à un *Acrochaetium* et produisant des tétraspores qui, à leur tour, ont engendré des frondes de *Liagora* (1).

Si on adopte cette hypothèse et si en outre on considère le fait que les Bonnemaisoniacées possèdent, elles aussi, un cycle cytologique haplo-diplophasique, la question des cycles de développement des Floridées se trouve considérablement simplifiée et semble alors pouvoir être envisagée comme suit :

---

(1) Je tiens à remercier très vivement M. le Professeur H.A. von Stosch qui a eu la grande amabilité de me faire connaître les résultats de ses travaux bien avant leur publication, ce qui a permis leur utilisation ici.

Les Floridées, et même sans doute toutes les Rhodophycées, seraient fondamentalement haplo-diplophasiques et trigénétiques, selon un type conforme à celui de *Polysiphonia. La plupart des espèces auraient conservé un tel cycle. D'autres, au contraire, et par une évolution régressive à partir de celui-ci, auraient acquis un cycle simplifié.* Ceci se serait fait, soit par disparition d'un des sporophytes, auquel cas la sexualité aurait été conservée, soit par disparition partielle ou totale du gamétophyte, entraînant un cycle de développement asexué.

Examinons en détail ces différentes possibilités.

I. - Le cycle fondamental, haplo-diplophasique et trigénétique.

Le cycle haplo-diplophasique et trigénétique, considéré ici comme fondamental, caractérise les espèces nommées *diplobiontes* par Svedelius. Il a été établi par Yamanouchi en 1906 ; depuis cette date, et bien qu'une pleine confirmation n'en ait été apportée qu'en 1953, par Hassinger-Huizenga, chez *Callithamnion corymbosum,* il a été reconnu applicable à toutes les espèces qui présentent à la fois des gamétophytes et des tétrasporophytes et dont la méiose s'accomplit dans des tétrasporocystes.

Devant la constante confirmation apportée par les faits aux suppositions de cet ordre, il est devenu courant d'attribuer ce cycle, *même en l'absence de preuves cytologiques,* à toutes les espèces chez lesquelles on rencontre, comme chez *Polysiphonia* si souvent choisi pour exemple, des gamétophytes et des tétrasporophytes morphologiquement semblables, c'est-à-dire à la plupart des Floridées.

Les résultats obtenus au cours du présent travail sont en parfait accord avec cette dernière manière de voir. Mais en outre, et ceci est nouveau, ils montrent qu'un tel cycle caractérise également, d'une part les espèces à cycle hétéromorphe, d'autre part les espèces chez lesquelles on ne connaît pas encore de tétrasporophytes.

En ce qui concerne les *Floridées hétéromorphes,* on sait que, dès 1942, N. Svedelius avait montré l'existence d'un cycle trigénétique et haplodiplophasique chez les *Galaxaura,* où sporophyte et gamétophyte d'une même espèce sont souvent notablement différents, au point de soulever des difficultés taxonomiques. D'autre part, la constatation de l'absence de méiose à l'origine du carposporophyte chez *Bonnemaisonia,* ainsi que les résultats des dénombrements chromosomiques pratiqués chez plusieurs Bonnemaisoniacées (cf. p. 517), conduisent à attribuer ce même cycle aux représentants hétéromorphes de cette famille.

En ce qui concerne les *Floridées sans tétrasporophytes connus,* le fait qu'elles possèdent un cycle trigénétique et haplodiplophasique ne se trouve effectivement démontré, il faut le reconnaître, que chez certaines d'entre elles seulement (*Nemalion* et *Scinaia*), chez qui la méiose n'a pas lieu au niveau du zygote et dont les carpospores engendrent des plantules diploïdes constituant une troisième génération (Magne, 1961 a et 1961 b). Mais il est à prévoir que ce même cycle se retrouvera très vraisemblablement aussi chez *Lemanea,* au compor-

tement cytologique identique (Magne, 1961 b) et, devant l'effondrement des arguments cytologiques de la théorie de Svedelius (cf. p. 631), on peut dès maintenant dire qu'il n'existe pas, à l'heure actuelle, de cas démontré de cycle cytologique entièrement haplophasique chez les Floridées. Celles-ci sont donc haplodiplophasiques, et vraisemblablement aussi toutes trigénétiques.

Ces Floridées sans tétrasporophytes actuellement connus se rencontrent (dans la flore française, seule considérée ici) parmi les ordres et les genres suivants :

Némalionales :	*Nemalion* *Helminthora* *Helminthocladia* *Liagora* *Batrachospermum* *Lemanea*
Chaetangiales :	*Scinaia*
Cryptonémiales :	*Acrosymphyton* *Gloiosiphonia* *Thuretella*
Gigartinales :	*Bertholdia* *Calosiphonia* *Schizymenia* *Predaea* *Gymnogongrus* (la forme (?) à carposporophytes du *G. norvegicus*, selon G. Schotter, 1960 b) *Gigartina* (*G. stellata*, partiellement étudié déjà, au point de vue cytologique, par K.M. Drew in L. Newton, 1949)
Bonnemaisoniales :	*Naccaria* *Atractophora*

Cette liste, déjà longue, l'aurait été plus encore il y a quelques années, avant que ne soit mise en évidence l'existence de tétrasporophytes chez *Halarachnion ligulatum* (H. Damman, 1930), *Bonnemaisonia asparagoides* et *Asparagopsis armata* (J. et G. Feldmann, 1942), *Bonnemaisonia hamifera* (R. Harder et W. Koch, 1949), *Balbiania investiens* (E.M.F. Swale et J.H. Belcher, 1963) et tout récemment *Liagora farinosa* (H.A. von Stosch, 1964). Il faut s'attendre à ce qu'elle s'amenuise encore dans les années à venir par la découverte, chez ces différentes espèces, d'une troisième génération qui sera vraisemblablement, selon l'hypothèse la plus raisonnable, constituée là encore par des tétrasporophytes dans les sporocystes desquels peut s'effectuer la méiose indispensable à l'équilibre cytologique du cycle. Chez chacune de ces espèces, le tétrasporophyte, s'il existe, ne peut qu'être morphologiquement différent du gamétophyte correspondant, sinon il nous

serait connu ; est-il microscopique et encore inobservé dans la nature, comme celui de l'*Halarachnion ligulatum,* ou bien est-il déjà connu sous un autre nom spécifique et sans qu'on en soupçonne la véritable nature, comme ce fut le cas jusqu'à une date récente pour certaines Bonnemaisoniacées ? La question demeure posée et ouvre dès maintenant devant nous un vaste champ de recherches.

Le cycle haplodiplophasique et trigénétique serait donc celui de la plus grande partie des Floridées. Le plus souvent, ce cycle fondamental semble se dérouler sans complication. Mais, dans quelques cas particuliers, on relève des *anomalies.*

C'est ainsi que peuvent se produire des modifications dans les rapports entre les différentes générations. Chez *Agardhiella tenera,* étudié par Osterhout (1896, sous le nom de *Rhabdonia tenera*), le gamétophyte se développe en parasite sur le tétrasporophyte, tout en conservant une morphologie et une importance volumétrique sensiblement normales. Ce gamétophyte supportant déjà lui-même le carposporophyte, c'est trois générations qui sont réunies sur la même plante, et bien qu'aucune recherche caryologique n'ait été entreprise sur cette espèce, on peut supposer que le cycle cytologique n'est pas perturbé, la succession des générations étant par ailleurs normale.

Dans d'autres cas, les anomalies peuvent provenir de la présence d'organes reproducteurs en situation aberrante.

Ainsi, on a souvent constaté, chez diverses Floridées et plus particulièrement chez des membres de l'ordre des Céramiales, la présence simultanée de tétrasporocystes et d'organes sexuels sur une même plante. Kniep (1928, p. 224) a dressé la liste des cas connus à l'époque, et Mme G. Feldmann (1940, p. 231) celle des Céramiacées qui présentent cette anomalie ; d'autres exemples ont été observés depuis.

Parfois, les organes surnuméraires avortent, comme l'ont constaté Yamanouchi (1907) et Lewis (1909) chez *Polysiphonia* et *Griffithsia,* où les tétrasporocystes portés par des gamétophytes ne produisent pas de tétraspores ; ils n'influencent donc pas, dans ce cas, le cycle de l'espèce.

Lorsque, par contre, ils parviennent à maturité et sont fonctionnels, leur présence pose de délicats problèmes pour la solution desquels nous ne possédons que les renseignements contenus dans les travaux de K.M. Drew (1934, 1943 et 1948) et de H. Hassinger-Huizenga (1953).

Chez *Spermothamnion turneri,* comme l'a montré Drew (*o.c.*) par des numérations chromosomiques effectuées chez de nombreux individus, il existe sur les côtes britanniques et américaines des pieds haploïdes ($n = 30$) portant, en plus des organes sexués, des tétrasporocystes ne mûrissant pas leur contenu, des pieds diploïdes avec à la fois des organes sexuels et des tétrasporocystes, des pieds triploïdes toujours rencontrés stériles, et enfin des pieds, stériles eux aussi, dont le stock chromosomique est moitié moindre que celui des précédents. L'examen cytologique attentif des plantes *diploïdes* a prouvé que leurs tétraspores, se formant après méiose, sont haploïdes, et que leurs organes sexuels produisent des gamètes diploïdes ; en particulier, on peut observer des gonimoblastes triploïdes ou tétraploïdes selon que le carpogone diploïde a été fécondé par une spermatie haploïde ou

diploïde. Drew a conclu qu'il existait chez cette espèce deux lignées sexuées, l'une avec alternance de plantes haploïdes et diploïdes, l'autre avec une alternance diploïde-tétraploïde, et en outre des plantes triploïdes, produisant peut-être des tétrasporocystes méiotiques.

Chez *Callithamnion corymbosum*, les choses se présentent autrement. Dans les cultures de cette espèce, qu'a entretenues Hassinger-Huizenga, l'auteur a constaté parfois l'apparition de tétrasporocystes sur des gamétophytes. L'examen cytologique des plantes en question a montré qu'elles différaient des gamétophytes normaux par la présence d'une ou deux unités supplémentaires dans leur stock chromosomique, ce qui n'est pas sans les rapprocher de certains intersexués.

Ce dernier cas, où tout prouve qu'on est en présence de gamétophytes portant des sporocystes, est bien différent de celui du *Spermothamnion turneri* où on a affaire, au contraire, à des tétrasporophytes caractérisés portant accessoirement des organes sexuels diploïdes.

On a aussi observé, à plusieurs reprises, chez des espèces à cycle apparemment normal, la présence de spores de types particuliers.

Les *polyspores*, ainsi que les *dispores* binucléées, ne sont, comme l'ont montré les travaux de Drew (1937) et de Suneson (1950), que des variétés de tétrasporocystes ; leur présence conduit donc à attribuer aux espèces qui les portent un cycle haplo-diplophasique et trigénétique normal.

Les *monospores* — qui sont peut-être une survivance des *spores directes* dont auraient été pourvues les différentes générations du cycle primitif supposé par J. Feldmann — telles celles que portent les gamétophytes de *Nitophyllum* et de *Scinaia* (Svedelius, 1914 et 1915), ainsi que les *dispores uninucléées* des Corallinacées, étudiées cytologiquement par Suneson (1950), se forment sans méiose. Pour cette raison et bien qu'aucune vérification par des cultures n'en ait été faite encore, on admet généralement que de telles spores donnent naissance à une génération identique à celle qui les a produites (1).

Les *paraspores*, étudiés par Drew (1939) chez *Plumaria elegans* sont portées par des individus triploïdes ; elles se forment également sans intervention de méiose et doivent engendrer des plantes triploïdes. L'apparition de paraspores, chez des pieds triploïdes, très vraisemblablement formés par le même processus que chez *Spermothamnion turneri*, a permis l'individualisation à partir de ceux-ci de lignées triploïdes à cycle apogamique et apoméiotique. On peut penser qu'il en est de même dans la généralité des cas, les paraspores étant toujours portées par des pieds distincts.

Ainsi, aucune des différentes anomalies signalées n'altère le cycle sexuel des espèces chez lesquelles elles se manifestent : celui-ci demeure toujours haplo-diplophasique et trigénétique. Les monospores et les dispores — uninucléées — ne font qu'amener la formation de cycles asexués simplifiés, accessoires et greffés sur le cycle principal. Les organes sexués diploïdes portés par des tétrasporophytes peuvent être à l'origine de lignées diplo-tétraploïdes, ou même triploïdes, si les plantes disposent d'une possibilité de reproduction asexuée ; ces

(1) D'après M. J. Feldmann, les monospores d'*Acrochaetium secundatum* redonnent en culture des individus à monospores (comm. verbale).

lignées, constituant autant de variétés de l'espèce qui leur a donné naissance, se perpétuent selon des cycles parallèles au cycle de celle-ci et n'interférant pas avec lui.

2. - Les cycles dérivés, mais encore pourvus d'une sexualité.

On en connaît deux types, issus du cycle précédent par disparition de l'un des deux sporophytes. Bien qu'aucun représentant n'ait encore fait l'objet de cultures, nous supposerons ici, comme on le fait d'ordinaire, que leur développement morphologique est entièrement connu.

Dans un premier cas, celui des espèces à tétrasporoblastes, qu'on rencontre uniquement — jusqu'à présent — dans la famille des Phyllophoracées (*Phyllophora brodiaei, Gymnogongrus norvegicus*, etc.) à laquelle G. Schotter a consacré deux notes préliminaires (1960 a et 1960 b), le carposporophyte a disparu et à sa place se développe, à partir du zygote, un minuscule tétrasporophyte appelé némathécie, puis tétrasporocarpe (G. Schotter, 1960 a), ou mieux encore *tétrasporoblaste* (G. Schotter, *comm. pers.*) ; ce dernier est installé en parasite sur le gamétophyte, tout comme un carposporophyte. Si on en croit H. Claussen (1929), chez *Phyllophora brodiaei* la méiose interviendrait à la formation des tétraspores. Il est raisonnable de penser, comme on l'a fait jusqu'à présent, que ces dernières engendrent le gamétophyte, et que le cycle de telles espèces est haplodiplophasique, mais la démonstration en est encore à faire.

Dans le second cas, celui des Némalionales à carpotétraspores (*Liagora tetrasporifera, Helminthocladia agardhiana*, etc.), les carposporocystes sont devenus des tétrasporocystes. Aucune étude cytologique de ces formes n'a encore été entreprise ; toutefois, les résultats auxquels a conduit ce travail autorisent à penser que la méiose doit être associée à la formation des tétraspores et non se trouver à l'origine du gonimoblaste comme on pouvait être incliné à l'admettre sous l'influence de la théorie classique. Ceci ne fait que renforcer l'opinion communément admise selon laquelle les tétrasporophytes sont inexistants et les gamétophytes directement issus des carpotétraspores. Ainsi, comme les précédentes, ces formes seraient haplo-diplophasiques et digénétiques.

3. - Les cycles dérivés, mais apogamiques.

Beaucoup d'espèces de Floridées sont représentées exclusivement par des tétrasporophytes. On peut admettre qu'elles dérivent d'espèces à cycle fondamental haplodiplophasique et trigénétique, par disparition des gamétophytes.

La fécondation étant supprimée, il n'y a plus de méiose possible et le cycle est ainsi apogamique et apoméiotique ; les spores issues des tétrasporocystes sont des spores directes qui engendrent de nouveaux tétrasporophytes.

Tel est le raisonnement qu'on tient d'ordinaire au sujet de ces espèces.

Leur statut, toutefois, est loin d'être parfaitement clair.

Tout d'abord, on ne peut affirmer que le cycle de développement de ces espèces se limite aux tétrasporophytes que nous connaissons. Chez certaines d'entre elles, il existe peut-être en réalité un cycle haplodiplophasique et trigénétique dont les gamétophytes nous seraient, soit encore inconnus, soit déjà connus mais avec ignorance de la parenté qui les relie aux tétrasporophytes correspondants ; ces gamétophytes à découvrir seraient ainsi dans la même situation que les tétrasporophytes supposés des Floridées du type *Nemalion*. Une telle supposition n'est pas vaine ; elle vient, en effet, de recevoir un premier appui dans le travail de F.W. Knaggs et E. Conway (1964). Ces auteurs ont montré que, chez *Rhodothamniella floridula* (étudié sous le nom de *Rhodochorton floridulum*), espèce sans gamétophytes connus, les tétraspores donnent naissance à de minuscules plantules paucicellulaires porteuses d'organes qui seraient assimilables à des spermatocystes et des carpogones.

Ensuite, il faut reconnaître que l'existence d'un tel cycle n'a encore reçu de preuve cytologique que dans un seul cas, celui de *Dermatolithon litorale* où S. Suneson (1950) a pu montrer que la formation des dispores uninucléées est bien apoméiotique.

Le cas de *Lomentaria orcadensis*, si souvent cité comme exemple depuis son étude par N. Svedelius (1937), doit être pour le moment réservé ; nous avons vu (pp. 556-558) que, d'une part, le travail de Svedelius ne peut entraîner la conviction et que, d'autre part, les présentes recherches, sans infirmer l'idée de la possibilité d'une apoméiose chez cette espèce, n'ont pu encore démontrer la présence de celle-ci ; en outre, il est à prévoir que la question est plus complexe qu'on ne l'avait supposé jusqu'à présent, puisque les exemplaires de Roscoff et de Brest ne présentent pas le même nombre de chromosomes en diacinèse.

A côté de ces espèces, où seuls subsistent les tétrasporophytes, en existent d'autres chez lesquelles l'un des gamétophytes seulement a disparu. Le second gamétophyte, quoique présent, n'est pas fonctionnel et, tout comme chez les espèces de la catégorie précédente, la gamie est impossible et le cycle ne peut qu'être apogamique et apoméiotique. Toutefois, il reste à expliquer l'origine des gamétophytes qu'on rencontre à côté des tétrasporophytes.

Le cas est réalisé chez *Rhodymenia palmata*, espèce représentée seulement par des tétrasporophytes et des gamétophytes mâles (1). L'extrême abondance de l'espèce, ainsi que des recherches attentives sur le terrain (par E.M. Delf et V.M. Grubb, 1924, en Angleterre, et par moi-même à Roscoff au cours de ces dernières années), ne permettent pas de supposer que les gamétophytes femelles aient pu passer inaperçus. L'étude cytologique de cette espèce (Magne, 1959) a montré que les tétraspores se formaient indubitablement en absence de méiose, bien que la première division du tétrasporocyste présente des caractères hétérotypiques évidents ; cette même étude a montré d'autre part que le nombre des chromosomes est le même dans le

(1) J.E. Tilden (1937, fig. 63, p. 146) représente, à tort, des cystocarpes chez cette espèce, et en outre fait état (id., p. 145) de la découverte de gamétophytes femelles, signalée par V.M. Grubb (1923), mais qui a été infirmée ensuite (E.M. Delf et V.M. Grubb, 1924).

sporophyte et le gamétophyte. Ces résultats confirment l'absence de fécondation et de méiose ; mais, s'il devient dès lors facile de comprendre que les tétraspores puissent engendrer d'autres tétrasporophytes, on ne peut en revanche expliquer encore l'origine des gamétophytes mâles.

D'autres espèces, enfin, ne possèdent ni organes sexués ni tétrasporocystes ; on doit admettre qu'elles dérivent d'espèces à cycle sexué, par perte de la faculté de former ces différentes sortes d'organes reproducteurs. Les individus par lesquels elles sont représentées sont d'une nature indéterminable ; ils ne peuvent assurer la pérennité de ces espèces que par la mise en œuvre de moyens de multiplication accessoires tels que les monospores qui constituent le seul mode de propagation d'un certain nombre d'*Acrochaetium* et de l'*Ahnfeltia plicata,* par exemple.

On aura pu remarquer, au cours de cette revue des différents cycles, qu'il n'a été question jusqu'à présent que des Floridées.

Le cas des Protofloridées, bien qu'en principe exclu du présent travail, mérite cependant qu'on s'y arrête. Il se révèle d'emblée d'une classification délicate, celle-ci dépendant essentiellement de l'interprétation adoptée pour le carpogone fécondé. Cet organe peut être considéré comme un carposporophyte réduit, se convertissant entièrement en carpospores chez les *Bangia* et *Porphyra* et n'en produisant qu'une seule chez *Rhodochaete* (Magne, 1960 b) ; mais il peut aussi, selon M. Chadefaud (1963), être assimilé seulement à un sporocyste et, dans ce cas, les Protofloridées ne posséderaient pas de carposporophyte.

Si on adopte la première interprétation, les Protofloridées, chez lesquelles la méiose ne se situe pas au niveau du zygote (Magne, 1964), doivent être rapprochées des Floridées hétéromorphes et leur cycle est, comme pour celles-ci, très vraisemblablement trigénétique et haplodiplophasique. Si, au contraire, on considère, avec M. Chadefaud, que les Protofloridées ne possèdent pas de carposporophyte, leur cycle morphologique ne comporte plus, selon toute vraisemblance, qu'un gamétophyte et un tétrasporophyte ; ces Algues seraient alors digénétiques et diplohaplophasiques.

Cette revue des différents types de cycles a été limitée à ceux qui nous sont actuellement connus, envisageant seulement comment ils avaient pu se former à partir d'une souche commune, représentée par le cycle fondamental trigénétique et haplodiplophasique. L'origine exacte de ce dernier, si singulier parmi tous les autres cycles des Algues, ne cesse de poser un problème au sujet duquel les hypothèses de J. Feldmann (1952), relatives à l'origine possible du carposporophyte et sa faculté ancestrale de produire des gamètes diploïdes, conservent toute leur légitimité et toute leur valeur.

Pour expliquer le passage d'un type de cycle à un autre, il a été fait un large emprunt aux conceptions de M. Chadefaud (1940, 1952) et de J. Feldmann (1952). Mais, en revanche, l'idée-maîtresse, qui est ici l'absence d'une méiose à l'origine du carposporophyte, appuyée sur des faits démontrés, est entièrement originale. Elle permet d'aban-

donner l'hypothèse du transfert du lieu de la méiose, nécessaire aux conceptions précédentes et qui ne se justifie plus ; elle permet aussi, dans une certaine mesure, de prévoir : d'une part, la présence d'une méiose à la formation des carpotétraspores présentées par certaines Némalionales et des tétraspores des Bonnemaisoniacées, ce qui demeurait contestable jusqu'à maintenant ; d'autre part, l'existence probable de tétrasporophytes chez les espèces considérées jusqu'à présent, à la suite de N. Svedelius, comme des haplobiontes, tétrasporophytes qui restent encore à découvrir.

Le mémoire de H. Yabu et K. Kawamura (1959) n'a pu être consulté qu'après la composition typographique du présent travail. Les auteurs, étudiant *Polysiphonia japonica* Harvey, *Chondria crassicaulis* Harvey, *Laurencia papillosa* Harvey et *L. obtusa* var. *majuscula* Harvey, ont constaté que, chez toutes ces espèces, $n = 20$ et $2n = 40$, et qu'il n'y a pas apparition de centrosomes au cours des divisions nucléaires, sauf chez *L. papillosa* en métaphase ; en outre, la membrane nucléaire disparaît en métaphase, mais la cavité nucléaire demeurerait unique jusqu'en télophase II au cours de la méiose dans les tétrasporocystes, comme l'avait déjà annoncé Yamanouchi, et en contradiction avec les conclusions du présent travail.

Liste des Algues citées avec indication de leurs nombres chromosomiques,

ACROCHAETIALES

Rhodothamniella floridula (Dillw.) J. Feldm.	n ou 2n (1) = ca. 20 (!)

NÉMALIONALES

Batrachospermaceae

Batrachospermum moniliforme Roth	n = ca. 10 (Kylin, 1917)
Batrachospermum sp.	n = ca. 10 (Yoshida, 1959)

Lemaneaceae

Lemanea australis Atk.	n = 10 (Mullahy, 1952)
Lemanea rigida (Sirodot) Hamel	n = 15 à 17, 2n = 31 à 34 (Magne, 1961 b)

Helminthocladiaceae

Helminthocladia agardhiana Dixon (= *H. hudsonii* (C. Ag.) J. Ag.)	
Helminthora divaricata J. Ag.	n = 8-10 (Kylin, 1928)
Nemalion multifidum (Web. et Mohr) J. Ag.	n = 8 (Wolfe, 1904 ; Cleland, 1919) n = 10 (Kylin, 1916 c)
Nemalion helminthoides (Velley) Batt.	n = 8, 2n = 16 (Magne, 1961 a)
Liagora tetrasporifera Bœrg.	
Liagora farinosa Lamour.	

CHAETANGIALES

Chaetangiaceae

Chaetangium saccatum (Lamour.) J. Ag.	n = 8 à 10 (Martin, 1939)
Scinaia furcellata (Turn.) Bivona	n = ca. 10 (Svedelius, 1915) n = 7 à 9, 2n = 15 à 17 (Magne, 1961 b)
Pseudogloiophloea capensis (Setch.) Levring	n > 12 (15 à 20) (Svedelius, 1956)
Galaxaura diesingiana Zan.	n = 10 à 12, 2n = ca. 17 (Svedelius, 1942)
Galaxaura tenera Kjellm.	n = ca. 10, 2n = ca. 20 (Svedelius, 1942)
Galaxaura corymbifera Kjellm.	n = 9 à 10, 2n = ca. 20 (Svedelius, 1942)

GÉLIDIALES

Gelidiaceae

Gelidium corneum	n = 5, 2n = 10 (Dixon, 1954)
Gelidium latifolium (Grev.) Thur. et Born.	n = 5, 2n = 10 (Dixon, 1954)
Gelidium latifolium (Grev.) Thur. et Born., var. *luxurians* (Crouan) Hamel et Feldm.	n ou 2n (1) = 25 à 30 (!)
Pterocladia capillacea (Gmel.) Born. et Thur.	

CRYPTONÉMIALES

Dumontiaceae

Dumontia incrassata (O.F. Müller) Lamour.	n ou 2n (1) = 22 à 24 (!)
Dilsea carnosa (Schmidel) Kuntze	n = 26, 2n = ca. 50 (!)

Polyideaceae

Polyides rotundus (Huds.) Grev. — n = ca. 20 (Kylin, 1923)
(= *P. caprinus* (Gunn.) Papenf.) — n = 68 à 72 (Rao, 1956)

Squamariaceae

Peyssonelia squamaria (Gmel.) Decaisne — n ou 2n (1) = 40 à 46 (!)

Corallinaceae

Corallina officinalis L. — n = 24 (Suneson, 1937)
2n = 48 (!)

Corallina officinalis L. var. *mediterranea* Hauck — n = 24, 2n = 48 (Yamanouchi, (1921)

Jania rubens (L.) Lamour. — n = 24 (Suneson, 1937) ; 2n = 48 (!)

Amphiroa aberrans Yendo — n = 24, 2n = 48 (Segawa, 1941)

Dermatolithon litorale (Suneson) Lemoine
(= *Lithophyllum litorale* Suneson) — 2n (?) = ca. 30 (Suneson, 1950)

Dermatolithon corallinae (Crn.) Foslie
(=*Lithophyllum corallinae* (Crn.) Heydrich) — n = 16, 2n = 32 (Suneson, 1950)

Melobesia farinosa Lamour. — n = 24, 2n = 48 (Balakrishnan, 1947)

Mastophora lamourouxii Decaisne — n = ca. 24 (Suneson, 1945)

Grateloupiaceae

Grateloupia lithophila Boerg.

Hildenbrandiaceae

Hildenbrandia prototypus Nardo

Gloiosiphoniaceae

Gloiosiphonia capillaris (Huds.) Carmichael

Kallymeniaceae

Kallymenia reniformis (Turn.) J. Ag.

GIGARTINALES

Calosiphoniaceae

Bertholdia neapolitana (Berth.) Schmitz

Furcellariaceae

Halarachnion ligulatum (Woodw.) Kütz.

Furcellaria fastigiata (L.) Lamour. — n = 34, 2n = 68 (Austin, 1960 b ; n = ca. 30 (!)

Solieriaceae

Solieria chordalis (C. Ag.) J. Ag.

Rhodophyllidaceae

Rhodophyllis divaricata (Stackh.) Papenf. — n = ca. 20 (Kylin, 1923)
(= *R. bifida*)

Cystoclonium purpureum (Huds.) Batt.
(= *C. purpurascens*) — n = ca. 20 (Kylin, 1923)

Calliblepharis lanceolata (Stackh.) Batt. — n ou 2n (1) = 35 à 40 (!)

Calliblepharis ciliata (Huds.) Kütz.

Plocamiaceae

Plocamium coccineum (Huds.) Kütz.

Gracilariaceae

Gracilaria foliifera (Forsk.) Boerg. — n = 6 ou 7 (Greig-Smith, 1954)
(= *G. multipartita*)

Gracilaria verrucosa (Huds.) Papenf.	n = 32 (!)
Gracilaria compressa (C. Ag.) Grev.	

Phyllophoraceae

Phyllophora brodiaei (Turn.) J. Ag.	n = 4, 2n = 8 (Claussen, 1929)
Phyllophora epiphylla (Muller) Batt.	
Phyllophora membranifolia (G. et W.) J. Ag.	
Gymnogongrus linearis (Turn.) Ag.	n = 6 (Doubt, 1935)
Gymnogongrus platyphyllus Gardner	n = 8 (Doubt, 1935)
Ahnfeltia plicata (Huds.) Fries (2)	n (?) = 4 (Rosenwinge, 1931)

Gigartinaceae

Gigartina pistillata (Gmel.) Stackh.	n ou 2n (1) = 32 (!)
Gigartina stellata Batt.	n ou 2n (3) = 15 à 20 (Drew, 1949)
Gigartina acicularis (Wulf.) Lamour.	
Chondrus crispus (L.) Lyngb.	n = 30 (!)

RHODYMÉNIALES

Rhodymeniaceae

Rhodymenia palmata (L.) J. Ag.	n = 21 (Austin, 1956) ; n ou 2n (4) = 14 (Magne, 1959)
Rhodymenia palmata f. *mollis* Setch. et Gardn.	n ou 2n (5) = ca. 14 (Sparling, 1961)
Botryocladia botryoides (Wulf.) J. Feldm.	

Lomentariaceae

Lomentaria clavellosa (Turn.) Gaillon	n = 10 (Svedelius, 1937) ; n = 22 ou 23 (!)
Lomentaria articulata (Huds.) Lyngb.	n = 10 (!)
Lomentaria orcadensis (Harv.) Collins (= *L. rosea* (Harv.) Thur.)	n = ca. 20 (Svedelius, 1937) ; n ou 2n = 20 (matériel récolté à Morlaix), et n ou 2n = 10 (matériel récolté près de Brest) (!) (6)
Chylocladia verticillata (Lightf.) Bliding (= *C. kaliformis* (G. et W.) Hook.)	n = ca. 20 (Kylin, 1923)
Gastroclonium ovatum (Huds.) Papenf. (= *G. purpureum* (Huds.) Batt.)	2n = 50 (Austin, 1956)
Cœloseira parva Hollenb.	
Cœloseira compressa Hollenb.	

BONNEMAISONIALES

Bonnemaisoniaceae

Bonnemaisonia asparagoides (Woodw.) C. Ag.	n = ca. 20 (Kylin, 1916 b) ; n = ca. 18 (Svedelius, 1933) ; n = 18, 2n = 36 (Magne, 1960)
Bonnemaisonia hamifera Hariot	n = 20 à 25, 2n > 40 (!)
Asparagopsis armata Harvey	n = 10 (Svedelius, 1933) ; n = ca. 20, 2n > 30 (!)
Hymenoclonium serpens (Crn.) Batt.	
Falkenbergia rufolanosa (Harv.) Schmidt	
Trailliella intricata Batt.	

CÉRAMIALES

Ceramiaceae

Antithamnion spirographidis Schiffner	
Antithamnion plumula (Ellis) Thuret	n = 23, 2n = 46 (!)
Crouania attenuata (C. Ag.) J. Ag.	

Ceramium rubrum (Huds.) C. Ag.	n = 34 (Austin, 1956) ; 2n = ca. 64 (!)
Ceramium flabelligerum J. Ag.	
Ceramium deslongchampsii Chauvin	
Plumaria elegans (Bonnem.) Schmitz	n = 31, 2n = 62 (Drew, 1939) ; n = ca. 29 (!)
Spermothamnion snyderae Farlow	n = 32, 2n = 64 (Drew, 1937)
Spermothamnion repens (Dillw.) Rosenv. var. *turneri* (Mert.) Rosenv. (= *S. turneri* (Mert.) Aresch., = *S. roseolum* (Ag.) Pringsh.)	n = 30, 2n = 60 (Drew, 1934) ; 3/2n = 45 - 50, 3n = 90, 4n = 120 (Drew, 1943) (7)
Compsothamnion thuyoides (Smith) Nägeli	
Pleonosporium borrerii (Smith) Nägeli	
Pleonosporium vancouverianum J. Ag.	
Pleonosporium squarrosum Kylin	
Neomonospora pedicellata (Smith) G. Feldm. et Meslin	
Griffithsia corallinoides (L.) Batt. (= *G. corallina* (Lightf.) Ag.)	n = 20, 2n = 40 (Kylin, 1916 a)
Griffithsia globulifera Harvey (= *G. bornetiana* Farlow)	n = 7, 2n = 11 à 14 (Lewis, 1909)
Griffithsia flosculosa (Ellis) Batt.	
Wrangelia penicillata C. Ag.	n = 28 (!)
Aglaothamnion roseum (Roth) G. Feldm. (= *Callithamnion roseum* Lyngb.)	n = 39 (Harris, 1961)
Aglaothamnion furcellariae (J. Ag.) G. Feldm. (= *Callithamnion furcellariae* J. Ag.)	
Callithamnion tetricum (Dillw.) C. Ag.	n = ca. 25, 2n = ca. 50 (Westbrook, 1930 b) ; n ou 2n (8) = 90 à 100 (Harris, 1961)
Callithamnion tetragonum (With.) C. Ag. var. *brachiatum* (Bonnem.) J. Ag. (= *C. brachiatum* Bonnem.)	n = 9 ou 10 (Mathias, 1928)
Callithamnion corymbosum (Smith) Lyngb.	n = 30, 2n = 60 (Hassinger-Huizenga, 1953)

Delesseriaceae

Hypoglossum woodwardii Kütz.	n = ca. 20 (Kylin, 1923)
Membranoptera alata (Huds.) Stackh.	n = 32 (Austin, 1956)
Apoglossum ruscifolium (Turn.) J. Ag.	n = ca. 20 (Kylin, 1923)
Delesseria sanguinea (L.) Lamour.	n = 20, 2n = 40 (Svedelius, 1911) ; n = 31 (Austin, 1956 ; !)
Polyneura gmelinii (Greville) Kylin	
Phycodrys rubens (Huds.) Batt. (= *P. sinuosa* Kütz.)	n = 20 (Kylin, 1923)
Nitophyllum punctatum (Stackh.) Greville	2n = 40 (Svedelius, 1914)
Acrosorium uncinatum (J. Ag.) Kylin	
Cryptopleura ramosa (Huds.) Kylin	n = 32 (Austin, 1956)
Drachiella spectabilis Ernst et Feldmann	
Gonimophyllum buffhamii Batt.	
Gonimophyllum skottsbergii Setchell	

Dasyaceae

Dasya arbuscula (Dillw.) C. Ag.	2n = ca. 40 (Westbrook, 1935)
Dasya pedicellata (C. Ag.) Ag. (= *D. elegans*)	n = ca. 20, 2n = ca. 40 (Rosenberg, 1933)
Dasya ocellata (Grat.) Harvey	
Heterosiphonia plumosa (Ellis) Batt.	n ou 2n (1) = 44 (!)

Rhodomelaceae

Brongniartella byssoides (G. et W.) Schmitz	
Polysiphonia flexicaulis (Harv.) Collins (= *P. violacea* Grev.) (9)	n = 20, 2n = 40 (Yamanouchi, 1906)
Polysiphonia elongata (Huds.) Harvey	n = 37 (Austin, 1956)
Polysiphonia brodiaei (Dillw.) Grev.	n = 29 à 31 (!)
Polysiphonia nigrescens (Dillw.) Grev.	n = ca. 20, 2n = ca. 40 (Kylin, 1923) ; n = 30, 2n = 60 (Austin, 1956)
Polysiphonia lanosa (L.) Tandy	n = 27 (Austin, 1956)
Polysiphonia platycarpa Boerg.	n = ca. 26 (Iyengar et Balakrishnan, 1950)
Rhodomela virgata Kjellm.	n = 20, 2n = 40 (Kylin, 1914)
Rhodomela confervoides (Huds.) Silva (= *R. subfusca* C. Ag.)	n = ca. 20 (Westbrook, 1935) ; n = 32 (Austin, 1956 ; !)

Chondria tenuissima (G. et W.) C. Ag.	n = ca. 25, 2n = ca. 50 (Westbrook, 1935)
Chondria dasyphylla (Woodw.) C. Ag.	n = ca. 25, 2n = ca. 50 (Westbrook, 1928 et 1935)
Laurencia pinnatifida (Huds.) Lamour.	n = ca. 20 (Kylin, 1923) ; 2n = ca. 40 (Westbrook, 1928) ; n = 29, 2n = 58 (Austin, 1956) ; n = 29 (!)
Laurencia hybrida (DC) Lenorm.	n = ca. 20 (Westbrook, 1935) ; n = 31 (Austin, 1956)
Laurencia obtusa (Huds.) Lamour.	

(1) Dénombrements chromosomiques effectués sur des individus stériles de nature inconnue.
(2) Chez cette espèce, ainsi que chez *Gymnogongrus griffithsiae*, Gregory (1930) a rencontré des cellules à 4 chromosomes et d'autres à 8 chromosomes ; toutefois, l'auteur n'a pas confirmé ces résultats dans un travail ultérieur (Gregory, 1934).
(3) Dénombrement effectué sur des carpospores en germination ; l'espèce, chez laquelle les tétrasporocystes sont inconnus, possède un cycle aberrant (cf. Drew, 1949).
(4) Pour le cas de cette espèce à cycle aberrant, voir p. 598.
(5) Dénombrement effectué sur des tétraspores en germination ; cette variété possède un cycle aberrant, vraisemblablement identique à celui de la variété-type.
(6) Voir le cas particulier de cette espèce, p. 644.
(7) Selon l'interprétation de J. Feldmann (1952, p. 29), il faudrait admettre n = 15, 2n = 30, 3n = 45, 4n = 60, 6n = 90 et 8n = 120.
(8) Harris (1961) ne précise pas la nature (gamétophytes ou tétrasporophytes) des individus sur lesquels ont été pratiqués les dénombrements chromosomiques ; il pense que l'espèce est polyploïde.
(9) Cette espèce est différente du *P. violacea* (Roth) Greville des côtes françaises avec lequel elle a été longtemps confondue.

Résumé

Le présent travail s'est proposé de revoir et d'étendre nos connaissances relatives aux Floridées, en ce qui concerne : d'une part, la structure nucléaire, le déroulement de la mitose et de la méiose ; d'autre part, la place qu'occupe ce dernier phénomène dans le cycle de développement de ces végétaux.

A cet effet, beaucoup d'espèces ont été examinées et les observations relatées concernent 15 genres pour l'étude du noyau au repos, 31 genres pour l'étude de la mitose et 11 genres pour l'étude de la division dans les sporocystes où se rencontre, en règle générale, la méiose.

Les conclusions sont les suivantes.

Le noyau végétatif au repos peut présenter tous les types structuraux connus déjà chez les Cormophytes et en outre, un type nouveau, appelé type aréticulé achromocentrique, caractérisé par l'absence de tout élément chromatique figuré et par sa caryolymphe positive vis-à-vis de la réaction de Feulgen. Il ne semble pas exister de structure nucléaire caractéristique d'un groupe donné ; au contraire, cette structure est extrêmement variable d'une espèce à l'autre et même à l'intérieur d'un même individu où, à quelques cellules de distance, trois types nucléaires distincts peuvent être rencontrés.

La *mitose* n'est pas fondamentalement différente de celle des Végétaux supérieurs. Elle passe par les mêmes phases que celle-ci et les chromosomes se constituent à partir du matériel chromatinien sans intervention du nucléole. Un certain nombre d'espèces, toutefois, diffèrent du cas habituel ; au moment de la prophase, leur cavité nucléaire s'étire selon un axe et prend une forme de fuseau tandis que, le plus souvent, des granules de substances sidérophile apparaissent aux pôles ; la genèse des chromosomes et la suite de la division sont normales, la plaque métaphasique se constituant à l'équateur de la cavité prophasique ; le qualificatif de *calliblépharidien* est proposé pour ce phénomène.

Les *caryocinèses dans les sporocystes* peuvent être calliblépharidiennes ou non ; dans les deux cas, l'évolution de l'appareil chromatinien est identique. Au cours de la première division, le déroulement des phénomènes chromatiques est étroitement comparable à celui des divisions hétérotypiques observées chez la plupart

des autres végétaux, la prophase présentant la succession des stades leptotène, zygotène, pachytène, diplotène et diacinèse, ainsi que deux contractions (synizesis). Toutefois, il s'y superpose, après le pachytène, une phase de déspiralisation chromonématique et de déchromatinisation apparente, pour laquelle est proposé le nom de *syncope chromatique* ; ce phénomène, qui n'affecte en rien le résultat final de la prophase puisque les bivalents se reconstituent ensuite et forment une diacinèse typique, est constant chez les Floridées où il ne semble dépendre ni du grandissement nucléaire qui le plus souvent l'accompagne, ni de l'accumulation de substances de réserve dans le cytoplasme du sporocyste.

Chez certaines espèces, des formations polaires à allure de centrosphères apparaissent en prophase et persistent jusqu'en télophase ; chez les espèces à divisions de type calliblépharidien, elles sont très inconstantes et en outre inexistantes en métaphase.

La première division des tétrasporocystes est toujours hétérotypique. Le plus souvent, elle s'accompagne de méiose ; mais, parfois, la réduction chromatique n'a pas lieu, comme dans le cas du *Rhodymenia palmata* où la démonstration a pu en être faite. Cet exemple montre que la présence de figures hétérotypiques ne constitue pas une preuve rigoureuse de l'existence d'une méiose ; celle-ci ne peut être établie de façon certaine que par des dénombrements chromosomiques.

L'appareil chromatinien et son évolution, chez les Floridées, ne diffèrent pas fondamentalement de ce qui est connu chez les plantes supérieures. Les phénomènes d'anachromase et de catachromase y sont semblables et s'interprètent, ainsi d'ailleurs que les différentes structures nucléaires, en faisant intervenir la théorie du chromonema ; notamment, les stades dépourvus de structures chromatiques figurées (noyaux au repos de type aréticulé achromocentrique, à caryolymphe Feulgen positive ou non ; noyaux des tétrasporocystes de certaines espèces parvenus au paroxysme de la syncope chromatique) s'expliquent par une déspiralisation très poussée des chromonema.

Les *formations polaires* ont été examinées dans tous les cas où elles avaient été antérieurement signalées, ainsi que chez d'autres espèces. En mitose végétative, il faut les interpréter, aussi bien en division normale qu'en division calliblépharidienne, comme des produits d'excrétion nucléaire, et la présence de centrosomes à ce moment demeure extrêmement douteuse. Au cours des divisions dans les sporocystes, les formations polaires centrosphéroïdes présentes chez certaines espèces doivent au contraire être considérées comme de nature centrosomienne, malgré l'absence de centriole.

La *cavité nucléaire* est limitée par une membrane nucléaire jusqu'à la prométaphase, moment où elle disparaît ; tous les cas décrits de mitoses intranucléaires ont été revus et ont montré que l'aspect de cavité nucléaire intacte en métaphase correspondait en réalité à la persistance, autour du fuseau métaphasique, d'une gangue de suc nucléaire résiduel de réfringence très différente de celle du cytoplasme voisin.

L'élongation de la cavité nucléaire en prophase calliblépharidienne obéit à un déterminisme encore inconnu. Il n'est pas possible d'y déceler, aussi bien en lumière polarisée qu'en lumière naturelle, de structures internes orientées. Il se pourrait que cette élongation soit le résultat d'une traction opérée par des centrosomes, mais cette hypothèse n'est pas entièrement satisfaisante et, en outre, ceux-ci n'ont pu être mis en évidence ; les granules polaires calliblépharidiens ne sont que des substances excrétées par le noyau et qui se rassemblent en position polaire après avoir été drainées par la forme de ce dernier.

Cette élongation nucléaire présente des analogies avec celle qui se rencontre chez certaines Plasmodiophorales. Surtout, elle semble constituer, pour les Floridées qui la présentent, et qui ne se rencontrent que chez les Gigartinales et les Cryptonémiales, une caractéristique susceptible d'être utilisée dans la systématique de ces deux ordres.

Le *lieu de la méiose,* dont la recherche a été l'un des objectifs principaux de ce travail, ne peut être considéré comme démontré que dans les sporocystes. L'examen critique des arguments qui sont le fondement de l'opinion classique relative à la présence d'une méiose à l'origine du carposporophyte, chez les Floridées dites haplobiontes, montre qu'il n'existe pas, à cette place, de réduction chromatique ; les travaux antérieurs sont impuissants à en donner une preuve péremptoire. De plus, le réexamen caryologique de différents genres de Floridées (*Bonnemaisonia, Nemalion, Lemanea, Scinaia*) et de Protofloridées (*Porphyra, Rhodochaete*) apporte des arguments absolument opposés à cette manière de voir. Ainsi, ces différentes Algues ne sont pas, comme on le pensait, haplophasiques et digénétiques, mais haplodiplophasiques et très certainement trigénétiques, puisque les carpospores diploïdes donnent naissance à une troisième génération elle aussi diploïde, qui est très vraisemblablement un tétrasporophyte, encore à découvrir pour la plupart de ces Algues.

Ainsi, très vraisemblablement, les Rhodophycées haplobiontes (au sens traditionnel, c'est-à-dire avec méiose à l'origine du carposporophyte) n'existent pas. Le cycle de développement des Floridées (et de l'ensemble des Rhodophycées) peut donc maintenant être envisagé comme suit.

Les Rhodophycées seraient fondamentalement des algues à cycle haplodiplophasique et trigénétique, soit avec gamétophyte et tétrasporophyte identiques : type *Polysiphonia*, qui correspond à la plus grande partie des espèces ; soit avec gamétophyte et tétrasporophyte différents : type *Bonnemaisonia*, qui correspond aux Bonnemaisoniacées hétéromorphes et aussi, certainement, aux espèces considérées jusqu'ici comme des haplobiontes (*Nemalion*, *Scinaia*, etc.). A partir de ce cycle fondamental, se seraient constitués des cycles dérivés, les uns ayant conservé leur sexualité (espèces à carpotétraspores d'une part, et à tétrasporoblastes d'autre part, avec méiose vraisemblable, dans l'un et l'autre cas, au niveau des tétrasporocystes), les autres l'ayant perdue et ne se reproduisant plus que par des monospores ou des tétraspores apoméiotiques.

Summary

In the present work it is proposed to review and to extend our knowledge of the Florideae in relation to, first, the nuclear structure and the processes of mitosis and meiosis, and second, the position of the latter in the life cycle in this group of plants.

For these purposes, many species have been examined; the observations on the resting nucleus are based on a study of 15 genera, the account of mitosis on 31 genera, and the division in the tetrasporangium where meiosis is found as a general rule, on 11 genera.

The conclusions reached are as follows.

The resting nucleus may present all the structural types known previously in the Cormophytes, in addition to a type, hitherto unknown, characterised by the absence of all chromatic figures and the positive Feulgen reaction of the caryolymph; this is defined here as the "achromocentric non-reticulate type". Nuclear structure is not characteristic of a particular taxonomic group. On the contrary, the structure of the resting nucleus is extremely variable from species to species in addition to the occurrence in the one specimen of up to three nuclear types.

Mitosis does not differ fundamentally from that in the higher plants. The same phases occur as in the latter and the chromosomes are formed independently of the nucleolus. Some species, however, differ from the normal in that, during prophase their nuclear cavity elongates, becoming fusiform, whilst siderophilic granules appear at the poles. The formation of the chromosomes and the remainder of the division are normal, the metaphase plate being formed at the equator of the prophase cavity; the term "calliblepharidian" is proposed for this phenomenon.

The nuclear division in the sporangia may or may not be of the calliblepharidian type although in either case, the chromatin material is formed in the same way. In the course of the first division, the sequence of events is comparable with that in heterotypic division in other plants, the prophase exhibiting the successive stages of leptotene, zygotene, pachytene, diplotene, and diakinesis at the same time as two contractions (synizesis). However, it is supposed that after pachytene there is a period of chromonematic despiralization and dechromatinization for which the name "chromatic syncope" is proposed. This phenomenon, which has no effect on the final result of the prophase as the bivalents are reconstituted and form a typical diakinesis, occurs in all Florideae. It does not appear to depend either on the nuclear enlargement which often accompanies it or on the accumulation of reserve substances in the cytoplasm of the sporangium.

In certain species, polar formations with the appearance of centrospheres appear during prophase and persist until telophase; in those species with divisions of the calliblepharidian type their development is very variable and they disappear in metaphase.

The first division in the tetrasporangium is always heterotypic. Usually this is associated with meiosis, but chromosome reduction may not take place, as has been demonstrated in *Rhodymenia palmata*. The latter shows that the presence of heterotypic figures is not proof of the existence of meiosis, which can be established only by chromosome counts.

The chromatin material and its development in the Florideae do not differ fundamentally from those in higher plants. The phenomena of anachromase and catachromase are similar and may be interpreted, as in other organisms with different nuclear structure, by the theory of chromonema. In particular, the stages without chromatic structures (resting nuclei of the achromocentric non-reticulate type, with or without the Feulgen positive caryolymph; nuclei of tetrasporangia of certain species at the peak of chromatic syncope) is explained by a vigorous despiralization of the chromonemata.

The polar formations have been examined in all cases where they have been reported previously as well as in other species. In vegetative mitosis, whether in normal or calliblepharidian types of division it is necessary to interpret the polar formation as a product of nuclear excretion. The presence of centrosomes appears doubtful at the moment. In the course of division in the sporangia in certain species, the polar centrosphere formations present must be considered, on the other hand, as being of a centrosomal nature, in spite of the absence of a centriole.

The nuclear cavity is limited by a nuclear membrane up to the time of prometaphase, when it disappears. All the described cases of intranuclear mitosis have been reviewed and it has been shown that the appearance of an intact nuclear cavity in metaphase corresponds with the persistence around the metaphase spindle of residual traces of nuclear sap with a refringence very different from that of the neighbouring cytoplasm.

The cause of the elongation of the nuclear cavity in calliblepharidian prophase is unknown. It is not possible to detect structures with internal orientation either with polarized or natural illumination. It is possible that this elongation is the result of traction by the centrosomes, but this hypothesis is not entirely satisfactory. Moreover, the polar calliblepharidian granules are only substances excreted by the nucleus and brought together in a polar position after having been drawn by the form of the latter.

The nuclear elongation presents analogies with that which occurs in certain nuclei in the Plasmodiophorales. Furthermore, it appears that in the Florideae it is restricted to the Gigartinales and Cryptonemiales so that it is a characteristic capable of being utilized in the systematics of the two orders.

The occurence of meiosis, the location of which has been one of the principal objects of the present work, may be considered to have been demonstrated only in the sporangia. Critical examination of the arguments which have been the basis for the classical opinion regarding the occurence of meiosis at the origin of the carposporophyte in the so-called haplobiontic Florideae shows that chromatic reduction does not occur at this position. The older works do not give absolute proof and cytological re-investigation of different genera of the Florideae (*Bonnemaisonia, Nemalion, Lemanea, Scinaia*), and Proto-Florideae (*Porphyra, Rhodochaete*) produces results which are opposed to this point of view. These algae are not therefore haplophasic and digenetic but haplodiplophasic and trigenetic, the diploid carpospores giving rise to a third generation which is also diploid and which is really a tetrasporophyte, as in most of this group of algae.

It is clear that the haplobiontic Rhodophyceae, in the traditional sense, that is to say, with meiosis occurring at the origin of the carposporophyte, do not exist. The life cycle of the Florideae (and of all the Rhodophyceae) may therefore be considered as follows.

The Rhodophyceae are fundamentally algae with a haplodiplophasic and trigenetic life cycle. Most species may be referred to the *Polysiphonia* type, where the gametophyte and tetrasporophyte are identical. The heteromorphic members of the Bonnemaisoniaceae and also the species considered previously as haplobiontic (*Nemalion, Scinaia,* etc.) may be referred to the *Bonnemaisonia* type, where the gametophyte and tetrasporophyte differ. Also it is necessary to distinguish from the fundamental life cycle, certain cycles which are derived, first, those where sexuality has been retained (species in which carpotetraspores or tetrasporoblasts occur, with meiosis probably in the tetrasporangia) and second, those in which sexuality has been lost with reproduction by monospores or apomeiotic tetraspores.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit hat sich vorgenommen unsere Kenntnisse bezüglich der Florideen zu überprüfen und zu erweitren : betreffend zum einen Teile die Struktur des Kernes, den Verlauf der Mitose und der Meiose ; zum anderen Teil die Stelle, die dieses letztere Phänomen in der Entwicklungsgeschichte dieser Pflanzen innehat.

Zu diesem Zweck wurden viele Arten untersucht und die aufgezählten Beobachtungen betreffen 15 Gattungen für die Untersuchung des Ruhekernes, 31 Gattungen für die Untersuchung der Mitose und 11 Gattungen für die Untersuchung der Kernteilung in den Sporocysten in denen, im allgemeinen, die Meiose stattfindet.

Die Schlussfolgerungen sind wie folgt.

Der vegetative Ruhekern kann alle Strukturtypen zeigen wie sie bereits von den Kormophyten bekannt sind und, ausserdem, einen neuen Typus, aretikuliert-achromozentrischer Typus genannt, welcher durch das Fehlen von sichtbaren Chromatinbestandteilen und durch seine Feulgen-positive Karyolymphe gekenn-

zeichnet ist. Für eine bestimmte taxionomische Gruppe kennzeichnende Kernstrukturen scheinen nicht vorzukommen ; im Gegenteil, diese Strukturen sind äusserst veränderlich von einer Art zur anderen und selbst innerhalb des gleichen Individuums bei dem, im Abstand von einigen Zellen, drei verschiedene Kerntypen angetroffen werden können.

Die Mitose ist grundsätzlich nicht verschieden von der der höheren Pflanzen. Sie geht durch die gleichen Phasen wie bei diesen und Chromosomen bilden sich aus Chromatinmaterial ohne Vermittlung des Nukleolus. Eine gewisse Anzahl von Arten, jedoch, weichen vom gewöhnlichen Fall ab ; im Zeitpunkt der Prophase streckt sich ihre Kernhöhlung gemäss einer Achse und nimmt die Form einer Spindel an während, meistens, Körnchen siderophiler Substanz auf den Polen auftreten. Die Bildung der Chromosomen und die Folgen der Kernteilung sind normal, die metaphasische Platte bildet sich im Aequator der Prophasenhöhlung. Die Bezeichnung "calliblepharidisch" wird für dieses Phänomen in Vorschlag gebracht.

Die Karyokinese in den Sporozysten kann calliblepharidisch sein oder nicht ; in beiden Fällen ist die Entwicklung des Chromatinapparates identisch. Im Zuge der ersten Teilung ist die Abwickelung der Chromatinphänomene vollkommen vergleichbar den heterotypischen Teilungen wie man sie bei dem Grossteil der übrigen Pflanzen beobachten kann : Die Prophase zeigt die Aufeinanderfolge der Stadien Leptotän, Zygotän, Pachytän, Diplotän und Diakinese, sowie zwei Zusammenziehungen (Synizesis). Jedoch, zur gleichen Zeit findet, nach dem Pachytän, eine Phase der chromonematischen Entspiralisierung statt und einer scheinbaren Dechromatinisation für welche der Begriff der chromatischen Synkope vorgeschlagen wird. Dieses Phänomen, welches nicht im geringsten das Endresultat der Prophase beeinflusst, da die Bivalenten sich hierauf wieder aufbauen und eine typische Diakinese bilden, ist bei den Florideen immer vorhanden. Es scheint weder von der Kernvergrösserung (von welcher es meistens begleitet wird) noch von der Anhäufung von Reservesubstanz im Zytoplasma des Sporozysten abzuhängen.

Bei gewissen Arten treten im Zeitpunkt der Prophase polare Bildungen in der Art der Zentrosphären auf und bleiben bis zur Telophase vorhanden. Bei den Arten mit Kernteilungen vom *Calliblepharis*-Typus, sind sie nicht immer vorhanden und fehlen überdies in der Metaphase.

Die erste Teilung der Tetrasporozysten ist immer heterotypisch. Meistens ist sie von einer Meiose begleitet ; aber, manchmal, findet die Reduktionsteilung nicht statt, wie im Falle von *Rhodymenia palmata*, bei welcher dieser Nachweis geführt werden konnte. Dieses Beispiel zeigt, dass das Vorhandensein von heterotypischen Bildern kein strenger Beweis für das Vorhandensein einer Meiose ist ; diese kann nur durch die Chromosomenzählung mit Sicherheit begründet werden.

Der Chromatinapparat und seine Entwicklung bei den Florideen weicht nicht grundsätzlich von dem bei höheren Pflanzen bekannten ab. Die Phänomene der Anachromase und der Katachromase sind hier ähnlich und lassen sich, wie im übrigen auch die verschiedenen Kernstrukturen mit Hilfe der Chromonema-Theorie interpretieren. Im besonderen können die Stadien ohne Chromatinstrukturen (Ruhekern vom aretikuliert-achromozentrischen Typus, mit oder ohne Feulgen-positive Karyolymphe ; Kerne von Tetrasporozysten gewisser Arten, die den höchsten Punkt der chromatischen Synkope erreicht haben) durch eine sehr weit getriebene Despiralisation des Chromonemas erklärt werden.

Die polaren Bildungen wurden in allen Fällen bei denen sie bisher beobachtet worden sind sowie bei anderen Arten untersucht. Bei vegetativer Mitose muss man sie sowohl bei normaler als auch bei calliblepharidischer Teilung als Exkretionsprodukte des Kernes interpretieren. Das Vorhandensein von Zentrosomen bleibt zu diesem Zeitpunkt zweifelhaft. Im Zuge der Teilungen in den Sporozysten müssen dagegen die polaren, zentrosphäroiden Bildungen, welche bei gewissen Arten vorhanden sind, trotz Fehlens des Zentriolus, als zentrosomischer Natur aufgefasst werden.

Die Kernhöhle ist begrenzt durch eine Kernmembrane bis zur Prometaphase, zu welchem Zeitpunkt sie verschwindet. Alle beschriebenen Fälle der intranukleären Mitose wurden noch einmal überprüft und zeigten, dass das Aussehen der intakten Kernhöhle in der Metaphase in Wirklichkeit dem Fortbestand einer um die Metaphasenspindel herum befindlichen Umhüllung des zurückbleibenden Kernsaftes entspräche, dessen Brechung von der des umgebenden Zytoplasmas stark verschieden ist.

Die Verlängerung der Kernhöhle in der calliblepharidischen Prophase gehorcht einem noch unbekannten Determinismus. Es ist hier nicht möglich, weder im polarisierten noch im natürlichen Licht, irgendwelche orientierte, innere Strukturen zu entdecken. Es wäre möglich, dass diese Verlängerung das Resultat eines von dem Zentrosomen ausgeübten Zuges sei, aber diese Erklärung ist nicht völlig zufriedenstellend und, überdies, konnten jene nicht augenscheinlich gemacht werden ; die calliblepharidischen Polkörner sind bloss vom Kern ausgeschiedene Substanzen, die sich in polarer Position sammeln, nachdem sie durch die Form des letzteren geleitet wurden.

Diese Kernverlängerung zeigt Analogien mit derjenigen, welche man bei

gewissen Plasmodiophoralen vorfindet. Im besonderen, scheint sie für die Florideen die sie besitzen und die sich nur unter den Gigartinalen und den Cryptonemialen vorfinden, eine Charakteristik darzustellen, welche geeignet erscheint um für die Systematik dieser beiden Ordnungen verwendet zu werden.

Der Ort der Meiose, deren Untersuchung eines der Hauptpunkte dieser Arbeit darstellte, kann nur in den Sporozysten als erwiesen angesehen werden. Die kritische Prüfung der Beweisgründe, welche die Grundlage der klassischen Meinung über das Vorhandensein einer Meiose zu Beginn des Karposporophyten betreffen (bei den sogenannten haplobionten Florideen), zeigt, dass an dieser Stelle keine Reduktionsteilung vorhanden ist. Die früheren Arbeiten können hierüber keinen entscheidenden Beweis liefern. Ausserdem bringt die neuerliche karyologische Untersuchung der verschiedenen Gattungen von Florideen (*Bonnemaisonia, Nemalion, Lemanea, Scinaia*) und Protflorideen (*Porphyra, Rhodochaete*) Beweisgründe, die dieser Auffassung vollkommen entgegengesetzt sind. Daher sind diese verschiedenen Algen nicht, wie man es bisher annahm, haplophasisch und digenetisch, sondern haplodiplophasisch und sehr sicherlich trigenetisch, denn die diploiden Karposporen bilden eine dritte Generation, die auch diploid ist (welche sehr wahrscheinlich einen Tetrasporophyten darstellt) und welche für den Grossteil dieser Algen noch zu entdecken ist.

Daher gibt es sehr wahrscheinlicherweise keine haplobionten Rhodophyceen (im herkömmlichen Sinne, das heisst mit Meiose zu Beginn des Karposporophyten). Der Entwicklungszyklus der Florideen (und der Rhodophyceen in ihrer Gesamtheit) kann also wie folgt aufgefasst werden.

Die Rhodophyceen sind grundsätzlich Algen mit einem haplodiplophasischen und trigenetischen Zyklus, entweder mit morphologisch gleich aussehenden Gametophyten und Tetrasporophyten : *Polysiphonia*-Typus, welcher dem Grossteil der Arten entspricht, oder mit morphologisch verschieden aussehenden Gametophyten und Tetrasporophyten : *Bonnemaisonia*-Typus, der den heteromorphen Bonnemaisoniazeen und sicherlich auch den Arten, die bisher als haplobiont aufgefasst wurden entspricht. Von diesem grundlegenden Zyklus ausgehend könnten, entwicklungsgeschichtlich, die abgeleiteten Zyklen aufgefasst werden : Die einen haben ihre Sexualität beibehalten (Arten mit einerseits Karpotetrasporen und andererseits mit Tetrasporoblasten, im einen wie im anderen Falle mit wahrscheinlicher Meiose im Bereiche der Tetrasporozysten), die anderen haben diese verloren und pflanzen sich nur mehr durch Monosporen oder apomeiotische Tetrasporen fort.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

AUSTIN, A.P., 1955. — Meiosis in *Furcellaria fastigiata* (L.) Lam. *Nature*, 175, *p.* 905.

AUSTIN, A.P., 1956. — Chromosome counts in the Rhodophyceae. *Nature*, 178, *pp.* 370-371.

AUSTIN, A.P., 1959. — Iron-alum aceto-carmine staining for chromosomes and other anatomical features of Rhodophyceae. *Stain Techn.*, 34, *pp.* 69-75.

AUSTIN, A.P., 1960a. — Life-history and reproduction of *Furcellaria fastigiata* (L.) Lam. 1. The haploid plants and the development of the carposporophyte. *Ann. Bot.*, N.S. 24, *pp.* 255-274.

AUSTIN, A.P., 1690b. — Life-history and reproduction of *Furcellaria fastigiata* (L.) Lam. 2. The tetrasporophyte and the reduction division in the tetrasporangium. *Ann. Bot.*, N.S. 24, *pp.* 296-310.

BAKERSPIGEL, A., 1958. — The structure and mode of division of the nuclei in the vegetative spores and hyphae of *Endogone sphagnophila* Atk. *Amer. J. Bot.*, 45, *pp.* 404-410.

BAKERSPIGEL, A., 1959. — The structure and manner of division of the nuclei in the vegetative mycelium of *Neurospora crassa*. *Amer. J. Bot.*, 46, *pp.* 180-190.

BAKERSPIGEL, A., 1960. — Nuclear structure and division in the vegetative mycelium of the Saprolegnaceae. *Amer. J. Bot.*, 47, *pp.* 94-100.

BALAKRISHNAN, M.S., 1947. — The morphology and cytology of *Melobesia farinosa* Lamour. *J. Indian Bot. Soc., Iyengar comm. Vol., pp.* 305-319.

BALAKRISHNAN, M.S., 1949. — The developmental morphology and cytology of *Grateloupia lithophila* Boerg. *J. Indian Bot. Soc.*, 28, *pp.* 205-212.

BAUCH, R., 1937. — Die Entwicklung der Bisporen der Corallimaceen. *Planta*, 26, *pp.* 365-390.

BERKALOFF, C., 1963. — Les cellules méristématiques d'*Himanthalia lorea* (L.) S.F. Gay. Etude au microscope électronique. *J. Microscopie*, 2, *pp.* 213-228.

BLAAUW-JANSEN, G., 1954. — On the light-induced transformation of chlorophyllide into a growth-inhibiting substance. *Proc. Konink. Ned. Ak. van Wetensch*, 57, ser. C, *pp.* 498-506.

BLIDING, C., 1928. — Studien über die Florideenordnung Rhodymeniales. *Lunds Univ. Årssk.*, N.F. 2, 24 (3), 74 *pp.*

BOERGESEN, F., 1927. — Marine algae from the Canary Islands. III, Rhodophyceae, Part I, Bangiales and Nemalionales. *Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Meddelelser*, 6 (6), *pp.* 1-97.

BRACHET, J., 1940. — La localisation de l'acide thymonucléique pendant l'ovogenèse et la maturation chez les Amphibiens. *Arch. Biol.*, 51, *pp.* 151-165.

BRACHET, J., 1947. — Embryologie chimique. 535 *pp.*, Paris, *Masson éd.*

CARTER, P.W., 1927. — The life-history of *Padina pavonia*. I. The structure and cytology of the tetrasporangial plant. *Ann. Bot.*, 41, *pp.* 139-159.

CELAN, M., 1941. — Recherches cytologiques sur les Algues rouges. *Rev. Cyt. Cytophysiol. veget.*, 5, *pp.* 1-168.

CHADEFAUD, M., 1940. — Nouveaux types de cycles évolutifs chez les Algues vertes et les Algues rouges. *Rev. Sc.*, 78, *pp.* 246-249.

CHADEFAUD, M., 1952. — Sur le cycle sexuel des organismes eucaryotes et son évolution. *Rev. Sc.*, 90, *pp.* 49-57.

CHADEFAUD, M., 1957. — Les Champignons et les Algues. *Ann. Univ. Paris, pp.* 5-22.

CHADEFAUD, M., 1960. — Les végétaux non vasculaires, in *Traité de Botanique*, Tome I, 1018 *p.* Paris, *Masson éd.*

CHADEFAUD, M., 1963. — Sur les organes reproducteurs et l'évolution des Rhodophycées : une hypothèse. *Rev. Alg., N.S.*, 6, *pp.* 255-269.

CHAPMAN, D.J. et V.J., 1961. — Life-histories in the algae. *Ann. Bot.*, 25, *pp.* 547-561.

CHATTON, E., 1923. — Technique de double inclusion à l'agar et à la paraffine pour microtomie, avec orientation ou en masse d'objets très petits. *C.R. Soc. Biol.*, 88, *pp.* 199-201.

CHEIGNON, M., 1962. — La méiose, les associations chromosomiques supplémentaires et le développement des ovules chez *Thapsia villosa*. *Rev. Cyt. Biol. Végét.*, 24, *pp.* 217-255.

CLAUSSEN, H., 1929. — Zur Entwicklungsgeschichte von *Phyllophora brodiaei*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 47, *pp.* 544-547.

CLELAND, R.E., 1919. — The cytology and life-history of *Nemalion multifidum*. *Ann. Bot.*, 33, *pp.* 323-351.

DAMMANN, H., 1930. — Entwicklungsgeschichtliche und zytologische Untersuchungen an Helgoländer Meeresalgen. *Wiss. Meer., Abt. Helgoland*, N.F. 18, 1 (4), *pp.* 1-36.

DANGEARD, P., 1927a. — Le noyau et l'évolution nucléaire chez les Bangiales. *C.R. Ac. Sc. Paris*, 184, *pp.* 471-472.

DANGEARD, P., 1927b. — Recherches sur les *Bangia* et les *Porphyra*. *Botaniste*, 18, *pp.* 183-244.

DANGEARD, P., 1947. — Cytologie végétale et cytologie générale. 611 *p.*, Paris, *Lechevalier, éd.*

DARLINGTON, C.D., 1937. — Recent advances in cytology. 2d ed., 671 *p.* ; London, *Churchill ed.*

DAVIS, B.M., 1898. — Kernteilung in der Tetrasporenmutterzellen bei *Corallina officinalis* var. *mediterranea*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 16, *pp.* 266-272.

DELAY, C., 1940. — Recherches sur le noyau des Légumineuses. *Rev. Cytol. Cytophysiol. Vég.*, 4, *pp.* 184-230.

DELAY, C., 1941. — Sur le noyau des Lycopodiales. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 88, *pp.* 458-464.

DELAY, C., 1947. — Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames. *Thèse*, Paris, et aussi : *Rev. Cytol. Cytophysiol. Végét.*, 9 (1946-47), *pp.* 169-223 et 10 (1948), *pp.* 103-229.

DELF, E.M. et GRUBB, V.M., 1924. — The spermatia of *Rhodymenia palmata* Ag. *Ann. Bot.*, 38, *pp.* 327-335.

DE ROBERTIS, E.D.P., NOWINSKI, W.N. et SAEZ, F.A., 1954. — General Cytology. 2d ed., 456 *pp.*, Philadelphia, *Saunders ed.*

DIXON, P.S., 1954. — Nuclear observations of two british species of *Gelidium*. *Phycol. Bull.*, 2, *p.* 4.

DIXON, P.S., 1963a. — The Rhodophyta : some aspects of their biology. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 1, *pp.* 177-196.

DIXON, P.S., 1963b. — Terminology and algal life-histories, with particular reference to the Rhodophyta. *Ann. Bot.*, 27, *pp.* 353-355.

DIXON, P.S., 1963c. — Variation and speciation in marine Rhodophyta. *Systematics Ass. Publ.*, 5, *pp.* 51-62.

DOUBT, D.C., 1935. — Notes on two species of *Gymnogongrus*. *Amer. J. Bot.*, 22, *pp.* 294-310.

DREW, K.M., 1934. — Contribution to the cytology of *Spermothamnion Turneri* (Mert.) Areschoug. I: The diploid generation. *Ann. Bot.*, 48, *pp.* 549-573.

DREW, K.M., 1937. — *Spermothamnion Snyderae* Farlow, a floridean alga bearing polysporangia. *Ann. Bot.*, N.S. 1, *pp.* 464-476.

DREW, K.M., 1939. — An investigation of *Plumaria elegans* (Bonnem.) Schmitz, with special reference to triploid plants bearing tetrasporangia. *Ann. Bot.*, N.S. 3, *pp.* 347-367.

DREW, K.M., 1943. — Contribution to the cytology of *Spermothamnion Turneri* (Mert.) Areschoug. II: The haploid and triploid generations. *Ann. Bot.*, N.S. 7, *pp.* 23-30.

DREW, K.M., 1944. — Nuclear and somatic phases in the Floridae. *Biol. Rev.*, 19, *pp.* 105-120.

DREW, K.M., 1945. — The use of hydrochloric acid for softening algal tissues. *Nature*, 156, *p.* 479.

DREW, K.M., 1948. — Genetics and algal life histories. *Nature*, 161, *pp.* 223-228.

DREW, K.M., 1949. — (Etude caryologique de *Gigartina stellata*, in :) L. Newton et coll. : A study of certain british seaweeds and their utilisation in the preparation of agar. 184 *p.*, London.

DREW, K.M., 1955a. — Sequence of sexual and asexual phases in *Antithamnion spirographidis* Schiffner. *Nature*, 175, *pp.* 813-814.

DREW, K.M., 1955b. — Life-histories in the algae, with special reference to Chlorophyta, Phaeophyta and Rhodophyta. *Biol. Rev.*, 30, *pp.* 343-390.

DUNN, G.A., 1916. — A study to the development of *Dumontia filiformis* (Hudson) Greville. I: The development of the tetraspores. *Plant World*, 19, *pp.* 271-281.

DUNN, G.A., 1917. — A study to the development of *Dumontia filiformis* (Hudson) Greville. II: The development of sexual plants and general discussion. *Bot. Gaz.*, 52, *pp.* 425-466.

DURAND, M., 1961. — L'acide désoxyribonucléique dans les gamètes et au cours des jeunes stades de l'embryogénie des Gryllides. *Bull. Biol. France-Belgique*, 95, *pp.* 28-125.

EICHHORN, A., 1950. — A propos du synizesis. *C.R. Ac. Sc. Paris*, 230, *pp.* 1200-1201.

EICHHORN, A., 1952. — Contribution à l'étude caryologique du genre *Linaria*. I : La méiose chez *L. purpurea* Mill., *L. striata* D.C. et *L. vulgaris* Mill. *Rev. Cytol. Biol. Végét.*, 13, *pp.* 117-145.

ESTABLE, C. et SOTELO, J.R., 1951. — Una nueva estructura celular el nucleolonema. *Publ. Inst. Investig. Cienc. Biol.*, 1, *pp.* 105-126.

FAN, K.C., 1961. — Morphological studies of the Gelidiales. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 32, *pp.* 315-368.

FELDMANN, G., 1940. — Recherches sur les Céramiacées de la Méditerranée occidentale. *Thèse*, 510 *pp.*, Alger.

FELDMANN, G., 1956. — Développement d'une Plasmodiophorale marine : *Plasmodiophora bicaudata* J. Feldm., parasite de *Zostera nana* Roth. *Rev. Gén. Bot.*, 63, *pp.* 390-421.

FELDMANN, J., 1939. — Une Némalionale à carpotétraspores, *Helminthocladia Hudsoni* (C. Ag.) J. Ag. *Bull. Hist. Nat. Afrique Nord*, 30, *pp.* 87-97.

FELDMANN, J., 1952. — Les cycles de reproduction des Algues et leurs rapports avec la phylogénie. *Rev. Cytol. Biol. Végét.*, 13, *pp.* 1-49.

FELDMANN, J., 1954. — Recherches sur la structure et le développement des Calosiphoniacées. *Rev. Gén. Bot.*, 61, *pp.* 453-500.

FELDMANN, J., 1959. — A propos de la phylogénie des Floridées. *C.R. 9e Congrès Int. Bot.*, Montréal, I, *pp.* 211-215.

FELDMANN, J. et G., 1939a. — Sur le développement des carpospores et l'alternance de générations de l'*Asparagopsis armata* Harvey. *C.R. Ac. Sc. Paris*, 208, *pp.* 1240-1242.

FELDMANN, J. et G., 1939b. — Sur l'alternance de générations chez les Bonnemaisoniacées. *C.R. Ac. Sc. Paris*, 208, *pp.* 1425-1427.

FELDMANN, J. et G., 1942. — Recherches sur les Bonnemaisoniacées et leur alternance de générations. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, sér. 11, 3, *pp.* 75-175.

FELDMANN, J. et P., 1946. — Recherches sur l'appareil conducteur des Floridées. *Rev. Cytol. Cytophysiol. Végét.*, 8, *pp.* 159-209.

FRITSCH, F.E., 1945. — The structure and reproduction of the algae, Vol. II (Rhodophyceae, *pp.* 397-767). Cambridge, *Univ. Press.*

GODWARD, M.B.E., 1948. — The iron alum acetocarmine method for algae. *Nature*, 161, *p.* 203.

GRASSÉ, P.P., 1952. — Traité de Zoologie, I, fasc. 1, 1.071 *pp.* ; Paris, *Masson, éd.*

GREGORY, B.D., 1930. — New light on the so-called parasitism of *Actinococcus aggregatus* Kütz. and *Sterrocolax decipiens* Schmitz. *Ann. Bot.*, 44, *pp.* 767-769.

GREGORY, B.D., 1934. — On the life-history of *Gymnogongrus Griffithsiae* Mart. and *Ahnfeltia plicata* Fries. *J. Linn. Soc. London, Bot.*, 49, *pp.* 531-551.

GREIG-SMITH, E., 1954. — Cytological observations on *Gracilaria multipartita*. *Phycol. Bull.*, 2, *pp.* 4-5.

GRUBB, V.M., 1923. — The reproduction of *Rhodymenia palmata* Ag. *Ann. Bot.*, 37, *pp.* 151-152.

GUILLIERMOND, A., MANGENOT, G. et PLANTEFOL, L., 1933. — Traité de Cytologie Végétale, 1.195 *pp.* ; Paris, *Le François, éd.*

HARDER, R. et KOCH, W., 1949. — Life-history of *Bonnemaisonia hamifera* (*Trailliella intricata*). *Nature*, 163, *p.* 106.

HARRIS, R.E., 1961. — Contribution to the taxonomy of *Callithamnion* Lyngbye emend. Naegeli. *Bot. Not.*, 115, *pp.* 18-28.

HASSINGER-HUIZENGA, H., 1953. — Generationswechsel und Geschlechtbestimmung bei *Callithamnion corymbosum* (Sm.) Lyngb. *Archiv f. Prot.*, 98, *pp.* 91-124.

HEIM, P., 1952. — Observations sur le noyau des Ascomycètes. *Rev. Mycol.*, 17, *pp.* 1-38.

HEIM, P., 1954. — Observations sur le noyau des Basidiomycètes. *Rev. Mycol.*, 19, *pp.* 201-249.

HEYDRICH, F., 1901. — Die Befruchtung des Tetrasporangium von *Polysiphonia violacea*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 19, *pp.* 55-71.

HEYDRICH, F., 1902. — Das Tetrasporangium der Florideen ein Vorläufer der sexuellen Fortpflanzung. *Bibl. Bot.*, 57.

HOLLENBERG, G.J., 1940. — New marine algae from southern California, I. *Amer. J. Bot.*, 27, *pp.* 868-877.

HUREL-PY, G., 1936. — Le nucléole des végétaux supérieurs et la réaction de Feulgen. *C.R. Soc. Biol.*, 121, *pp.* 5-7.

HSU-CHUAN, T., 1930. — Picric acid as a destaining agent for iron-alum haematoxylin. *Stain Technol.*, 5, *pp.* 135-138.

HYGEN, G., 1945. — Life-cycles and nuclear phases in Florideae. *Nytt Mag. Naturvid.*, 85, *pp.* 89-98.

IYENGAR, M.O.P. et BALAKRISHNAN, M.S., 1950. — Morphology and cytology of *Polysiphonia platycarpa* Boerg. *Proc. Ind. Ac. Sc.*, sect. B, 31, *pp.* 135-161.

JOHANSEN, D.A., 1940. — Plant microtechnique. 523 *p.* ; London, *Mc Graw.*

JONSSON, S., 1962. — Recherches sur les Cladophoracées marines. *Thèse*, 230 *pp.* ; Paris, *Masson, éd.*

JORGENSEN, F.G., 1962. — Antibiotic substances from cells and cultures solutions of unicellular algae, with special reference to some chlorophyll derivatives. *Physiol. Plantarum*, 15, *pp.* 530-545.

JOYON, L., 1963. — Contribution à l'étude cytologique de quelques Protozoaires Flagellés. *Ann. Fac. Sc. Univ. Clermont-Ferrand*, 22, *pp.* 1-96.

KNAGGS, F.W. et CONWAY, E., 1964. — The life-history of *Rhodochorton floridulum* (Dillwyn) Näg. I : Spore germination and the form of the sporelings. *Brit. phycol. Bull.*, 2, *pp.* 339-341.

KNIEP, H., 1928. — Die Sexualität der niederen Pflanzen. 550 *pp.* ; Iena.

KNIGHT, M., 1923. — Studies in the Ectocarpaceae. I: Life-history and cytology of *Pylaiella litoralis* Kjellm. *Trans. roy. Soc. Edinburg*, 53, *pp.* 343-360.

KOCH, W., 1950. — Entwicklungsgeschichtliche und physiologische Untersuchungen an Laboratoriumskulturen der Rotalge *Trailliella intricata* Batters (Bonnemaisoniaceae). *Archiv Mikrobiol.*, 14, *pp.* 635-658.

KORNMANN, P. et SAHLING, P.H., 1962. — Geschlechtspflanzen von *Bonnemaisonia hamifera* Hariot bei Helgoland. *Helgol. Wissens. Meeresunters.*, 8, *pp.* 298-301.

KUMAGAE, K., INOH, S. et NISHIBAYASHI, T., 1960. — Morphogenesis in Dictyotales. II: On the meiosis of the tetraspore mother-cell in *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux and *Padina japonica* Yamada. *Biol. J. Okayama Univ.*, 6, *pp.* 91-102.

KYLIN, H., 1914. — Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Rhodomela virgata* Kjellmann. *Svensk. Bot. Tids.*, 8, *pp.* 33-69.

KYLIN, H., 1916a. — Die Entwicklungsgeschichte von *Griffithsia corallina* (Lighfoot) Agardh. *Zeitschr. Bot.*, 8, *pp.* 97-123.

KYLIN, H., 1916b. — Die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung von *Bonnemaisonia asparagoides* (Woodward) Agardh. *Zeitschr. Bot.*, 8, *pp.* 545-586.

KYLIN, H., 1916c. — Ueber die Befruchtung und Reduktionsteilung bei *Nemalion multifidum*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 34, *pp.* 257-271.

KYLIN, H., 1917. — Ueber die Entwicklungsgeschichte von *Batrachospermum moniliforme*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 35, *pp.* 155-164.

KYLIN, H., 1923. — Studien über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. *Kgl. Svensk. Vet. Akod. Handl.*, 63, *pp.* 1-139.

KYLIN, H., 1924. — Studien über die Delesseriaceen. *Lunds Univ. Arsskr.*, N.F. (2), 20 (6), *pp.* 1-111.

KYLIN, H., 1925. — The marine red algae in the vicinity of the Biological Station at Friday Harbor, Wash. *Lunds Univ. Arsskr.*, N.F. (2), 21 (9), *pp.* 1-87.

KYLIN, H., 1928. — Entwicklungsgeschichtliche Florideenstudien. *Lunds Univ. Arsskr.*, N.F. (2), 24 (4), *pp.* 1-127.

KYLIN, H., 1937. — Anatomie der Rhodophyceen, in : *Handbuch der Pflanzenanatomie*, VI, 2, 347 *pp.* ; Berlin, *Borntraeger.*

KYLIN, H., 1956. — Die Gattungen der Rhodophyceen. 673 *pp.* ; Lund, *Gleerups.*

LANGERON, M., 1949. — Précis de Microscopie. 7e éd., 1.430 *p.* ; Paris, *Masson, éd.*

LARBAUD (Mlle), 1921. — Nouvelle technique pour les inclusions et les préparations microscopiques des tissus végétaux et animaux. *C.R. Ac. Sc. Paris*, 172, *pp.* 1317-1319.

LEWIS, J.F., 1909. — The life-history of *Griffithsia Bornetiana*. *Ann. Bot.*, 23, *pp.* 639-690.

LITARDIÈRE, R. de, 1921. — Recherches sur l'élément chromosomique dans la caryocinèse des Filicinées. *La Cellule*, 31, *pp.* 353-473.

MAGNE, F., 1952. — La structure du noyau et le cycle nucléaire chez le *Porphyra linearis* Greville. *C.R. Ac. Sc. Paris*, 234, *pp.* 986-988.

MAGNE, F., 1956. — La syncope prophasique de la méiose des Floridées. *C.R. séances 8e Congrès Int. Bot. (Paris, 1954)*, sect. 17, *pp.* 49-50.

MAGNE, F., 1958. — Les réserves lipidiques des Rhodophycées. *C.R. Ac. Sc. Paris*, 246, *pp.* 2641-2643.

MAGNE, F., 1959. — Sur le cycle nucléaire du *Rhodymenia palmata* (L.) J. Ag. *Bull. Soc. Phycol. France*, 5, *pp.* 12-14.

MAGNE, F., 1960a. — Sur le lieu de la méiose chez le *Bonnemaisonia asparagoides* (Wood.) C. Ag. *C.R. Ac. Sc. Paris*, 250, *pp.* 2742-2744.

MAGNE, F., 1960b. — Le *Rhodochaete parvula Thuret* (Bangioidée) et sa reproduction sexuée. *Cah. Biol. Mar.*, 1, *pp.* 407-420.

MAGNE, F., 1961a. — Sur le cycle cytologique du *Nemalion helminthoides* (Velley) Batters. *C.R. Ac. Sc. Paris*, 252, *pp.* 157-159.

MAGNE, F., 1961b. — Sur la caryologie de deux Rhodophycées considérées jusqu'ici comme à cycle cytologique entièrement haplophasique. *C.R. Ac. Sc. Paris*, 252, *pp.* 4023-4024.

MAGNE, F., 1964a. — Les Rhodophycées à cycle haplophasique existent-elles ? *C.R. 4e Congrès Int. Algues marines* (Biarritz, 1961), *pp.* 112-116 ; Paris, *Pergamon Press.*

MAGNE, F., 1964 b. — La mitose calliblépharidienne de certaines Rhodophycées. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 259, *pp.* 3811-3812.

MARTENS, P., 1954. — Alternance de phases et cycles de développement chez les Végétaux. *Bull. Ac. Roy. Belgique* (Cl. d. Sc.), 5e sér., 40, *pp.* 508-517.

MARTIN, M.T., 1939. — The structure and reproduction of *Chaetangium saccatum* (Lamour.) J. Ag. II: Female plants. *J. Linn. Soc., Bot.*, 52, *pp.* 115-144.

MATHIAS, W.T., 1928. — The cytology of *Callithamnion brachiatum* Bonnemaison. *Publ. Hartley Bot. Lab., Liverpool*, 5, *pp.* 1-27.

MIRANDA, F., 1931. — Sobre las algas y Cianoficeas del Cantabrico, especialmente de Gijon. *Trab. Mus. nac. Cienc. nat., ser. Bot.*, 25, *pp.* 1-106.

MULLAHY, J.H., 1952. — The morphology and cytology of *Lemanea australis* Atk. *Bull. Torrey bot. Club*, 79, *pp.* 393-406 et 471-484.

NAYLOR, M., 1958. — The cytology of *Halidrys siliquosa* (L.) Lyngb. *Ann. Bot., N.S.*, 22, *pp.* 205-217.

NEUENSTEIN, H. von, 1915. — Ueber den Bau des Zellkerns bei den Algen und seine Bedeutung für ihre Systematik. *Arch. Zellforsch.*, 13, *pp.* 1-91.

PAPENFUSS, G.F., 1946. — Structure and reproduction of *Trichogloea requienii. Bull. Torrey Bot. Club*, 73, *pp.* 419-437.

PETERSEN, H.E., 1928. — Nogle Jagttagelser over Cellekernerne hos *Ceramium* (Roth) Lyngbye. *Dansk. Bot. Arkiv*, 5, *pp.* 1-5.

PUISEUX-DAO, S., 1959. — Endomitoses dans le noyau primaire de *Batophora oerstedii* J. Ag. (Dasycladacée). *C.R. Ac. Sc. Paris*, 249, *pp.* 1139-1141.

RAO, C.S.P., 1953. — Acetocarmine as a nuclear stain in Rhodophyceae. *Nature*, 172, *p.* 1197.

RAO, C.S.P., 1956. — The life-history and reproduction of *Polyides caprinus* (Gunn.) Papenf. *Ann. Bot., N.S.*, 20, *pp.* 211-230.

RHOADES, M.M., 1961. — Meiosis, in Brachet, J., et Mirsky, A.E. : *The Cell*, III, *pp.* 1-75 ; N. Y., *Academic Press.*

ROBINOW, C.F., 1957. — The structure and behavior of nuclei in spores and growing hyphae of Mucorales. *Canad. J. Microbiol.*, 3, *pp.* 771-789 et 791-798.

RODKIEWICZ, B. et OLSZEWSKA, M.J., 1962. — Incorporation de la thymidine-^{3}H dans les noyaux à différente structure en interphase. *Exp. Cell. Res.*, 27, *pp.* 186-188.

ROSENBERG, T., 1933. — Studien über Rhodomelaceen und Dasyaceen. *Akad. Abhandl., Lund*, 87 *pp.*

ROSENVINGE, L.K., 1929. — *Phyllophora brodiaei* and *Actinococcus subcutaneus. Kgl. Dansk. Vidensk. Selskab. Biol. Meddelelser*, 8, *pp.* 3-40.

ROSENVINGE, L.K., 1931. — The reproduction of *Ahnfeltia plicata. Kgl. Dansk. Vidensk. Selskab. Biol. Meddelelser*, 10, *pp.* 1-29.

ROY, K., 1938. — Recherches sur la structure des noyaux de quelques Fucacées. *Rev. Algol.*, 11, *pp.* 101-189.

SCHIFFNER, V., 1931. — Neue und bemerkenswerte Meeresalgen. *Hedwigia*, 71, *pp.* 139-205.

SCHOTTER, G., 1960a. — Sur la reproduction du *Gymnogongrus norvegicus* (Gunner) J. Agardh, en Méditerranée. *C.R. Ac. Sc. Paris*, 251, *pp.* 1174-1175.

SCHOTTER, G., 1960b. — Sur la reproduction du *Gymnogongrus norvegicus* (Gunner) J. Agardh dans la Manche et les cycles reproducteurs des Phyllophoracées (Algues Rouges). *C.R. Ac. Sc. Paris*, 251, *pp.* 1647-1649.

SCHUSSNIG, B. et JAHODA, R., 1928. — Zur Kentniss der Entwicklungsgeschichte von *Brongniartella byssoides* (G. et W.) Schm. *Arch. Prot.*, 60, *pp.* 221-267.

SCHUSSNIG, B. et ODLE, L., 1927. — Zur Frage des Generationswechsels bei *Spermothamnion roseolum* (Ag.) Pringsheim. *Arch. Prot.*, 58, *pp.* 220-252.

SEGAWA, 1941. — Systematic anatomy of articulated Corallines. III: *Amphiroa aberrans* Yendo. *Jap. J. Bot.*, 17, *pp.* 164-174.

SHARP, L.W., 1934. — An introduction to Cytology. 3d ed., 320 *pp.* ; New-York, *McGraw-Hill.*

SHARP, L.W., 1943. — Fundamentals of Cytology. 270 *pp.* ; New-York, *McGraw-Hill.*

SMITH, G.M., 1951. — Manual of Phycology. 375 *pp.* ; Waltham, *Chronica Botanica.*

SPARLING, S.R., 1961. — A report on the culture of some species of *Halosaccion, Rhodymenia* and *Fauchea. Amer. J. Bot.*, 48, *pp.* 493-499.

STOSCH, H.A. von, 1964. — The sporophyte of *Liagora farinosa* Lamx. (Rhodophyta, Nemalionales) is an *Acrochaetium.* (Communication présentée à la réunion de la Société Phycologique internationale, Edimbourg, 4 août 1964.)

SUNDENE, O., 1959. — Form variation in *Antithamnion plumula.* Experiments on Plymouth and Oslofjord strains in cultures. *Nytt Mag. Bot.*, 7, *pp.* 181-187.

SUNESON, S., 1937. — Studien über die Entwicklungsgeschichte der Corallinaceen. *Lunds Univ. Arsskr.*, N.F., 33, *pp.* 1-102.

SUSENON, S., 1943. — The structure, life-history and taxonomy of the swedish Corallinaceae. *Lunds Univ. Arsskr.*, N.F., 39, *pp.* 1-66.

SUNESON, S., 1945. — On the anatomy, cytology and reproduction of *Mastophora. Kgl. Fysiogr. Säls. Lund Förhandl.*, 15, *pp.* 251-264.

SUNESON, S., 1950. — The cytology of the bispore formation in two species of *Lithophyllum* (*L. littorale* and *L. corallinae*) and the significiance of the bispores of the Corallinaceae. *Bot. Not.*, 1950, *pp.* 429-450.

SVEDELIUS, N., 1908. — Ueber den Bau und die Entwicklung der Florideengattung *Martensia. Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl.*, 43, *pp.* 1-96.

SVEDELIUS, N., 1911. — Ueber den Generationswechsel bei *Delesseria sanguinea. Svensk bot. Tidsskr.*, 5, *pp.* 260-324.

SVEDELIUS, N., 1914a. — Ueber die Tetradenteilung in den vielkernigen Tetrasporangiumanlagen bei *Nitophyllum punctatum. Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 32, *pp.* 48-57.

SVEDELIUS, N., 1914b. — Ueber Sporen an Geschlechtpflanzen von *Nitophyllum punctatum. Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 32, *pp.* 106-116.

SVEDELIUS, N., 1915. — Zytologische-entwicklungsgeschichtliche Studien über *Scinaia furcellata. Nov. Act. Reg. Soc. Sci. Upsaliensis*, ser. 4, 4, *pp.* 1-55.

SVEDELIUS, N., 1931. — Nuclear phases and alternation in the Rhodophyceae. *Beih. Bot. Centralbl.* 48, *pp.* 38-59.

SVEDELIUS, N., 1933. — On the development of *Asparagopsis armata* Harv. and *Bonnemaisonia asparagoides* (Woodw.) Ag. *Nov. Act. Reg. Soc. Sci. Upsaliensis*, ser. 4, 9, *pp.* 3-61.

SVEDELIUS, N., 1937. — The apomeiotic tetrad division in *Lomentaria rosea. Symb. Bot. Upsal.*, 2, *pp.* 1-54.

SVEDELIUS, N., 1939. — Anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über die Florideengattung *Dermonema* (Grev.) Harv. *Bot. Not.*, 1939, *pp.* 21-39.

SVEDELIUS, N., 1942. — Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über *Galaxaura*, eine diplobiontische Nemalionales-Gattung. *Nov. Act. Reg. Soc. Sci. Upsaliensis*, ser. 4, 13, *pp.* 1-154.

SVEDELIUS, N., 1956. — Are the haplobiontic Florideae to be considered reduced types? *Svensk Bot. Tidskrift*, 50, *pp.* 1-24.

SWALE, E.M.F. et BELCHER, J.H., 1963. — Morphological observations on wild and cultured material of *Rhodochorton investiens* (Lenormand) nov. comb. (*Balbiania investiens* (Len.) Sirodot). *Ann. Bot.*, 27, *pp.* 281-290.

TERBY, J., 1934. — Observations sur le fuseau et les vésicules polaires dans la division somatique du *Plasmodiophora brassicae. Mém. Ac. Roy. Belgique, Cl. Sci.*, 12, 28 *pp.*

TILDEN, J.E., 1937. — The Algae and their life relations. 2d ed., 550 *pp.* ; Minneapolis, *Univ. of Minnesota Press.*

TISCHLER, G., 1951. — Allgemeine Pflanzenkaryologie, in *Handbuch der Pflanzen Anatomie*, II, 2 (Kerntheilung und Kernverschmelzung), 1.040 *pp.* ; Berlin, *Borntraeger.*

VAZART, J., 1951. — Nouvelles observations sur les noyaux à calotte. II : La méiose et la formation du pollen chez *Capsicum annuum* L. *Rev. Gén. Bot.*, 58, *pp.* 42-61.

VAZART, J., 1956. — Etude cytologique de la reproduction sexuée chez quelques Ptéridophytes. *Rev. Cytol. Biol. Végét.*, 17, *pp.* 263-402.

VUILLEMIN, P., 1907. — Les bases actuelles de la systématique en mycologie. *Progressus Rei Botan.*, 2, *pp.* 1-170.

WESTBROOK, M.A., 1928. — Contribution to the cytology of tetrasporic plants of *Rhodymenia palmata* (L.) Grev. and some other Florideae. *Ann. Bot.*, 42, *pp.* 149-172.

WESTBROOK, M.A., 1930a. — Feulgen's "Nuclealfarbung" for chromatin. *Ann. Bot.*, 44, *pp.* 1011-1012.

WESTBROOK, M.A., 1930b. — The structure of the nucleus in *Callithamnion* sspp. *Ann. Bot.*, 44, *pp.* 1012-1015.

WESTBROOK, M.A., 1930c. — *Compsothamnion thuyoides* (Smith) Schmitz. *J. Bot.*, 1930, *pp.* 353-364.

WESTBROOK, M.A., 1935. — Observations on nuclear structure in the Florideae. *Beih. Bot. Centralbl.*, 53, *pp.* 564-585.

WILLIAMS, J.L., 1904. — Studies in the Dictyotaceae. I : Cytology of the tetraspore and the germinating tetraspore. *Ann. Bot.*, 18, *pp.* 141-160.

WINGE, Ö., 1913. — Cytological studies in the Plasmodiophoraceae. *Ark. f. Bot.*, 12, *pp.* 1-39.

WILSON, E.B., 1925. — The cell in development and heredity. 3rd ed., 1.232 *pp* ; New York, *MacMillan.*

WOLFE, J.J., 1904. — Cytological studies on *Nemalion. Ann. Bot.*, 18, *pp.* 607-630.

YABU, H. et KAWAMURA, K., 1959. — Cytological study of some japanese species of Rhodomelaceae. *Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ.*, 7, *pp.* 61-72.

YAMAHA, G. et SUEMATSU, S., 1938. — Karyological investigation of some freshwater algae by means of Nucleal reaction. *Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku*, sect. B, 3, *pp.* 269-277.

YAMANOUCHI, S., 1906. — The life-history of *Polysiphonia violacea* Grev. (Preliminary note). *Bot. Gaz.*, 41, *pp.* 425-433.

YAMANOUCHI, S., 1907. — The life-history of *Polysiphonia. Bot. Gaz.*, 42, *pp.* 401-449.

YAMANOUCHI, S., 1921. — The life-history of *Corallina officinalis* var. *mediterranea. Bot. Gaz.*, 72, *pp.* 90-96.

YOSHIDA, T., 1959. — Life-cycle of a species of *Batrachospermum* found in Northern Kyushu, Japan. *Jap. J. Bot.*, 17, *pp.* 29-42.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHES I A X : noyau au repos et caryocinèse somatique.
PLANCHES XI A XVII : caryocinèses dans les tétrasporocystes.

N.B. — Les lettres initiales placées entre parenthèses désignent, la première : le fixateur employé, la seconde : la méthode de coloration. Ainsi, dans les lignes suivantes on lira :

— pour les fixateurs : A = alcool acétique ; B = Benda ; C = mélange chromo-acétique ; F = Flemming faible ; H = Helly ; K = Karpechenko ; M = Mèves ; W = Westbrook.

— pour les méthodes de coloration : C = Carmin acétique au Fer ; F = Feulgen ; H = Hématoxyline.

PLANCHE I

Rhodothamniella floridula individus stériles

1 : noyau au repos d'une cellule initiale, vu en coupe optique ; la partie supérieure de la figure correspond au pôle distal de la cellule (C - H). - 2 : noyau d'une cellule de la base de la fronde, en coupe optique ; un granule de chromatine est plaqué sur le nucléole (C - F). - 3 : noyau d'une cellule initiale, en vue superficielle ; réseau faiblement chromatique, avec nombreux petits chromocentres (K - F). - 4 : coupe optique du noyau précédent (K - F). - 5 et 6 : noyaux de cellules initiales vus en coupe optique et montrant la desmose nucléolaire (C - F). - 7 : prophase en cours dans une cellule initiale (C - F). - 8 : prophase en cours dans une cellule intercalaire (C - F). - 9 : prométaphase (C - F). - 10 : métaphase (C - H). - 11 et 12 : anaphases ; on y décèle la présence de chromosomes de type long (C - F).

Nemalion helminthoides : noyaux du gamétophyte (fig. 13 à 16 et 22) et noyaux de plantules issues de carpospores (fig. 17 à 21 et 23 à 36).

13 : noyau d'une cellule encore jeune du gamétophyte (W - F). - 14 : noyau d'une cellule allongée de la partie médullaire (W - F). - 15 : noyau d'une cellule initiale du gamétophyte ; le suc nucléaire est homogène et Feulgen-positif (W - F). - 16 : noyau d'une cellule adulte du gamétophyte (W - F). - 17 : noyau d'une cellule intercalaire de plantule ; la cavité nucléaire, à l'exception du nucléole, est presque entièrement occupée par un réseau très fin et très dense (W - F). - 18 : noyau d'une cellule initiale de plantule ; le suc nucléaire est homogène et Feulgen-positif (W - F). - 19 à 21 : stades de prophase dans des initiales de plantules (W - F). - 22 : prophase avancée, dans une cellule de gamétophyte ; on aperçoit 8 chromosomes en voie de formation (W - F). - 23 et 24 : prophases avancées, dans des cellules initiales de plantules (W - H). - 25 : *idem* (F - H). - 26 : prométaphase dans une plantule ; 16 chromosomes (W - F). - 27 à 30 : différents aspects de métaphase (W - H). - 31 à 33 : *idem* (F - H). - 34 et 35 : anaphases (F - H). - 36 : télophases (W - H).

PLANCHE II

Lemanea rigida : noyaux du gamétophyte (fig. 37 à 40) et du carposporophyte (fig. 41 à 56).

37 : noyau au repos d'une cellule apicale ; le suc nucléaire est homogène et Feulgen-positif (W - F). - 38 : un étage cellulaire du sommet du gamétophyte, au moment du passage à la structure polysiphonée ; le suc nucléaire du noyau médian est Feulgen-positif (W - F). - 39 : noyau d'une cellule adulte (W - F). - 40 : fin de prophase dans une cellule de gamétophyte ; 16 chromosomes visibles (W - F). - 41 : noyau au repos d'une cellule de carposporophyte, vu en coupe optique (W - F). - 42 à 44 : déroulement de la prophase dans le carposporophyte ; sur la figure 44, 33 chromosomes sont visibles (W - F). - 45 à 47 : *idem* ; sur la figure 47, 31 chromosomes sont visibles (F - H). - 48 : prométaphase (W - F) .- 49 à 51 : différents aspects de métaphase (F - H). - 52 : anaphase (F - H). - 53 : début de télophase (F - H). - 54 et 55 : évolution télophasique (W - F). - 56 : noyau télophasique (W - F).

Scinaia furcellata : noyaux du gamétophyte.

57 : noyau au repos dans une cellule du sommet végétatif (W - F). - 58 : noyau d'une cellule vésiculeuse de la partie corticale externe ; il est très petit et presque

totalement dépourvu de chromatine visible (W - F). - 59 à 61 : stades de prophase (W - F). - 62 : *idem* (F - H). - 63 : fin de prophase ; 8 chromosomes visibles (W - F). - 64 : métaphase (F - H). - 65 : anaphase (W - F). - 66 : télophase avancée (F - H).

Pterocladia capillacea : noyaux d'individus stériles.

67 : noyau intercinétique (W - F). - 68 : prophase (W - F). - 69 et 70 : métaphases (W - H). - 71 : télophase (W - H).

PLANCHE III

Gelidium latifolium var. *luxurians :* noyaux d'individus stériles.

72 : noyau de la cellule apicale ; le suc nucléaire est Feulgen-positif et contient quelques chromocentres épars (W - F). - 73 : noyau d'une cellule corticale externe intercinétique ; suc nucléaire Feulgen-positif (W - F). - 74 : noyau d'une cellule corticale externe adulte (W - F). - 75 : un des noyaux d'une cellule corticale interne (W - F). - 76 à 81 : évolution prophasique dans des cellules corticales externes (W - F). - 82 à 84 : métaphases (F - H). - 85 : anaphase (F - H). - 86 et 87 : télophases (W - F).

Dumontia incrassata : noyaux de cellules corticales externes — sauf la figure 91 — d'individus stériles.

88 : noyau intercinétique, vu en coupe optique (W - F). - 89 : le même, en vue superficielle. - 90 : début de prophase, en coupe optique (W - F). - 91 : début de prophase dans une cellule corticale interne ; deux plastes voisinent avec le noyau (W - H). - 92 : prophase avancée ; face supérieure du noyau (W - F). - 93 : *idem* (W - H). - 94 et 95 : fin de prophase (W - H). - 96 : métaphase (W - H). - 97 : anaphase (W - H). - 98 et 99 : deux aspects de la télophase (W - F).

Corallina officinalis : noyaux de tétrasporophytes.

100 : noyau d'une cellule corticale du sommet végétatif, vu en coupe optique (F - F). - 101 et 102 : prophases ; vue superficielle des noyaux (F - F). - 103 et 104 : *idem* (F - H). - 105 et 106 : prophases ; coupe optique et fond des cavités nucléaires (F - H). - 107 : métaphase ; aucune structure polaire n'est visible (F - H). - 108 et 109 : anaphases (F - H).

PLANCHE IV

Peyssonelia squamaria : noyaux d'individus stériles.

110 : noyau d'une cellule initiale de cladome, vu en coupe optique ; le nucléole contient des inclusions réfringentes (W - F). - 111 : *idem ;* le nucléole est bourgeonnant (W - F). - 112 : noyau d'une cellule initiale de pleuridie, vu en coupe optique (W - F). - 113 et 114 : noyaux de cellules adultes (W - F). - 115 à 117 : évolution prophasique ; les noyaux sont vus en coupe optique (W - F). - 118 : fin de prophase ; 46 chromosomes sont visibles (W - F). - 119 : fin de prophase ; noyau vu en coupe optique (W - H). - 120 : métaphase, avec fuseau à extrémités tronquées (W - F). - 121 : *idem,* avec fuseau à extrémités arrondies (W - H). - 122 : anaphase ; la pièce intermédiaire du fuseau est fortement striée (W - H). - 123 : télophase (W - F).

Kallymenia reniformis : noyaux d'individus stériles.

124 : noyau d'une cellule du point végétatif (W - F). - 125 et 126 : différents stades de prophase ; le noyau est accompagné d'un plaste (W - H). - 127 et 128 : fuseaux de métaphase accompagnés de plastes, dans des cellules étoilées de la partie médullaire ; les pôles, tronqués, sont parsemés de granulations sidérophiles (W - H).

Furcellaria fastigiata : noyaux de gamétophytes, sauf figure 133.

129 : noyau d'une cellule initiale, vu en coupe optique (W - F). - 130 : noyau d'une cellule corticale encore jeune ; caryolymphe fortement Feulgen-positive, avec chromocentres épars (W - F). - 131 : noyau d'une cellule corticale déjà âgée ; même remarque (W - F). - 132 : noyau d'une cellule corticale interne ; environ 30 chromocentres sont visibles (W - F). - 133 : noyau correspondant au précédent, mais dans un tétrasporophyte ; on peut y compter au moins 60 chromocentres (W - F). - 134 à 137 : évolution prophasique dans les cellules initiales (W - F). - 138 : prophase avancée, vue en coupe optique (W - F). - 139 : le même noyau en vue superficielle. - 140 : fin de prophase ; vue partielle : 26 chromosomes seulement sont visibles (W - H). - 141 et 142 : métaphases ; fuseau tronqué, très finement strié, avec quelques granulations sidérophiles aux pôles (W - H). - 143 : anaphase (W - H). - 144 : noyau télophasique (W - F).

PLANCHE V

Gracilaria verrucosa : noyaux de gamétophytes.

145 : noyau d'une cellule corticale externe ; la caryolymphe, Feulgen-positive, contient quelques chromocentres (W - F). - 146 : un des noyaux d'une cellule corticale interne (W - F). - 147 à 150 : évolution prophasique (W - F). - 151 : prométaphase (W - F). - 152 : métaphase (W - F). - 153 : cellule corticale externe avec noyau en télophase (W - F).

Rhodymenia palmata : noyaux de tétrasporophytes, sauf la figure 165.

154 : noyau d'une cellule de la marge initiale de la fronde ; pour cette figure et les 6 suivantes, voir commentaire pp. 492-493 (W - F). - 155 à 157 : noyaux de cellules corticales externes, situées respectivement à 60 μ, 300 μ et 2 cm de l'apex (W - F). - 158 à 160 : noyaux de cellules corticales internes, situées respectivement à 60 μ, 300 μ et 2 cm de l'apex (W - F). - 161 à 164 : évolution prophasique dans les cellules de la marge initiale (W - F). - 165 : fin de prophase, dans une tétraspore en cours de germination ; 14 chromosomes visibles (W - F). - 166 : prométaphase, dans une cellule initiale ; 14 chromosomes très contractés et fissurés (W - F). - 167 et 168 : métaphases ; fuseaux dépourvus de toute formation polaire (W - H). - 169 : anaphase (W - F). - 170 et 171 : cellules initiales avec noyaux en télophase (W - F).

Lomentaria articulata : noyaux de gamétophytes, sauf figure 174.

172 : cellule initiale avec noyau au repos ; la caryolymphe est légèrement Feulgen-positive (W - F). - 173 : noyau de cellule corticale adulte du gamétophyte (W - F). - 174 : noyau correspondant au précédent, pris dans un tétrasporophyte (W - F). - 175 et 176 : évolution prophasique (W - F). - 177 et 178 : métaphases (W - H).

Lomentaria clavellosa : noyaux de tétrasporophytes.

179 : noyau quiescent d'une cellule corticale externe (W - F). - 180 : trois cellules d'une extrémité apicale ; noyau au repos, métaphase et anaphase (W - F).

Lomentaria orcadensis : noyaux de tétrasporophytes.

181 : noyau quiescent d'une cellue corticale externe (W - F). - 182 : métaphase (W - F).

Botryocladia botryoides : noyaux d'individus stériles

183 : cellule initiale, avec noyau intercinétique (W - F). - 184 : noyau d'une cellule corticale interne (W - F). - 185 et 186 : évolution prophasique (W - F). - 187 : prométaphase (W - F). - 188 et 189 : cellules initiales avec noyaux en métaphase (W - H).

PLANCHE VI

Bonnemaisonia hamifera

190 : sommet végétatif d'un cladome ; noyaux vus en coupe optique ; voir commentaire p. 493 (W - F). - 191 : noyau d'une cellule corticale adulte (W - F). - 192 : début de prophase dans le noyau d'une cellule initiale (W - F). - 193 et 194 : évolution prophasique ; noyaux de cellules corticales (W - F). - 195 : fin de prophase ; 24 chromosomes sont visibles (W - F). - 196 et 197 : métaphases dans des cellules à cytoplasme dense (W - H).

Asparagopsis armata

198 : noyau d'une cellule initiale, vu en coupe optique ; l'enchylème est Feulgen-positif (W - F). - 199 : noyau d'une cellule subapicale, vu en coupe optique (W - F). - 200 à 202 : noyaux de 3 cellules corticales adultes de taille croissante, c'est-à-dire respectivement de $15 \times 18\ \mu$, $25 \times 40\ \mu$, $40 \times 60\ \mu$ (W - F). - 203 et 204 : évolution prophasique dans la cellule initiale (W - F). - 205 : métaphase, dans une cellule corticale ; l'un des côtés du fuseau se confond avec un bord de la cavité nucléaire (W - H). - 206 : *idem*, dans une cellule initiale ; le nucléole, volumineux, subsiste encore (W - F). - 207 : anaphase, dans une grande cellule corticale ; l'image nucléaire, de grande taille, est entourée de plastes et plongée dans un abondant cytoplasme spumeux (W - H).

Falkenbergia rufolanosa (sporophyte d'*Asparagopsis armata*).

208 : noyau d'une cellule initiale (W - F). - 209 : prophase en cours (W - F). - 210 : métaphase ; la plaque équatoriale est rejetée, sur le côté de l'espace nucléaire, par deux volumineux restes nucléolaires (W - F).

Ceramium rubrum : noyaux de tétrasporophytes.

211 à 213 : respectivement, face supérieure, coupe optique et fond de la cavité nucléaire, chez un noyau de cellule initiale au repos ; la caryolymphe est légèrement Feulgen-positive (W - F). - 214 à 218 : évolution prophasique dans des

noyaux de cellules initiales ; seule, la face supérieure des noyaux a été représentée (W - F). - 219 : fin de prophase ; 64 chromosomes visibles (W - F). - 220 et 221 : métaphases (W - H).

PLANCHE VII

Delesseria sanguinea : noyaux de gamétophytes.

222 : noyau intercinétique d'une cellule du sommet végétatif (W - F). - 223 à 226 : déroulement des phénomènes prophasiques ; seule, la partie supérieure des noyaux a été figurée (W - F). - 227 : fin de prophase ; 31 chromosomes sont visibles (W - F). - 228 à 234 : différents aspects de la figure métaphasique (W - H).

Heterosiphonia plumosa : noyaux d'individus stériles.

235 : noyau intercinétique ; la technique employée n'a mis en évidence que les chromocentres ; le nucléole est gonflé et proéminent (A - C). - 236 : noyau intercinétique vu en coupe optique ; le réseau chromatique est polarisé (W - F). - 237 : noyau intercinétique d'une cellule initiale ; la surface seule est figurée (W - F). - 238 : noyau quiescent de la base d'un rameau de dernier ordre (W - F). - 239 : noyau quiescent du sommet du même rameau (W - F). - 240 à 242 : stades de prophase de plus en plus avancée, dans des noyaux de cellules initiales ; la surface seule est figurée (W - F). - 243 : fin de prophase ; 44 chromosomes visibles (A - C). - 244 : métaphase, dans un très grand coenocyte pauvre en cytoplasme (W - H). - 245 à 247 : trois noyaux frères en métaphase, dans une cellule initiale dont le cytoplasme est très dense (W - H). - 248 à 252 : cinq noyaux frères en métaphase, dans une cellule initiale (W - H). - 253 à 259 : sept noyaux frères dans un très grand coenocyte, à des stades allant de la métaphase très avancée au début de la télophase (W - H). - 260 à 263 : quatre noyaux frères télophasiques, de plus en plus avancés, dans un même coenocyte (W - F).

PLANCHE VIII

Polysiphonia brodiaei : noyaux de tétrasporophytes.

264 : noyau intercinétique d'une cellule initiale, vu en coupe optique (B - F). - 265 : *idem*, dans une cellule plus petite située au-dessous de la précédente ; coupe optique ; l'enchylème est Feulgen-positif (B - F). - 266 : noyau quiescent d'une cellule péri-centrale adulte, de forme lenticulaire, ici vue en plan et figurée *in toto* (W - F). - 267 : début de prophase, dans une cellule initiale ; partie supérieure du noyau seulement (B - F). - 268 : *idem*, dans une cellule de petite taille (B - F). - 269 et 270 : coupe optique et partie supérieure du noyau en prophase d'une cellule initiale (B - F). - 271 : prophase très avancée ; 54 chromosomes visibles (W - F). - 272 et 273 : noyaux en prophase, vus en coupe optique (B - H). - 274 : *idem* (C - H). - 275 : prométaphase (C - H). - 276 et 277 : métaphases (B - H). - 278 à 280 : *idem* (B - F). - 281 et 282 : *idem* (C - H).

Calliblepharis lanceolata : noyaux de cellules corticales internes d'individus stériles.

283 : noyau intercinétique (W - F). - 284 : noyau intercinétique, lenticulaire et vu en plan (W - F). - 285 : noyau intercinétique (W - H). - 286 : début de prophase (W - F). - 287 et 288 : deux noyaux d'une même cellule, portant une granulation sidérophile ; peut-être (?) début de prophase (M - H). - 289 et 290 : début de prophase : la vésicule nucléaire n'est pas de révolution (M - H). - 291 à 294 : noyaux en début de prophase, issus de différentes cellules (W - H). - 295 : début de prophase (M - H).

PLANCHE IX

Calliblepharis lanceolata (suite).

296 : début de prophase (M - H). - 297 à 299 : prophases avancées ; formations polaires dédoublées (W - H). - 300 à 303 : début de prométaphase : les chromosomes commencent à émigrer vers la zone équatoriale (M - H). - 304 : *idem* (W - H). - 305 : début de formation du fuseau métaphasique (M - H). - 306 à 309 : formation du fuseau métaphasique : quatre noyaux d'un même coenocyte, à des stades de plus en plus avancés (M - H). - 310 à 312 : suite de cette évolution, présentée par trois noyaux d'un autre coenocyte (M - H). - 313 : aspect habituel de la métaphase (M - H). - 314 : *idem* (H - H). - 315 à 317 : différents aspects de l'anaphase (W - H). - 318 et 319 : *idem* (M - H). - 320 et 321 : noyaux télophasiques (W - H).

Gigartina stellata : noyaux de cellules médullaires d'individus stériles.

322 : deux noyaux quiescents (W - H). - 323 : début de prophase (W - H). - 324 et 325 : noyaux en prophase (W - H). - 326 : prophase très avancée, avec

granules polaires dédoublés (W - H). - 327 : métaphase ; dépôts polaires très développés (W - H).

Gigartina acicularis : noyaux de cellules médullaires d'individus stériles.

328 : noyau au repos (W - H). - 329 : début de prophase (W - H).

PLANCHE X

Gigartina acicularis (suite).

330 : cellule allongée en voie de croissance, contenant deux noyaux en prophase (W - H). - 331-: autre cas comparable ; le noyau n'est pourvu de granule polaire qu'à l'extrémité en rapport avec un cytoplasme dense et actif (W - H). - 322 : métaphase, avec dépôts polaires importants (W - H).

Chondrus crispus : noyaux de cellules médullaires d'individus stériles.

333 : noyau au repos (W - H). - 334 et 335 : stades de prophase (W - H). - 336 : cellule contenant quatre noyaux en prophase très avancée ; l'élongation calliblépharidienne est telle que les vésicules nucléaires ont pris une forme aciculaire (W - H). - 337 : cellule médullaire contenant quatre noyaux en métaphase (W - H).

Phyllophora epiphylla : noyaux de cellules corticales internes d'individus stériles.

338 : noyau au repos (W - H). - 339 et 340 : prophases (W - H). - 341 et 342 : métaphase et anaphase avec dépôts polaires importants (W - H).

Cystoclonium purpureum : noyaux de cellules corticales internes d'individus stériles.

343 : surface d'un noyau au repos (W - H). - 344 : prophase ; le noyau, entouré de plastes, est soutenu par des tractus cytoplasmiques (W - H).

Solieria chordalis : noyaux de cellules corticales internes d'individus stériles.

345 et 346 : deux stades de la prophase (W - H). - 347 : métaphase ; le fuseau est finement strié, à pôles arrondis et partiellement pourvus de granulations sidérophiles (W - H).

Dilsea carnosa : noyaux de gamétophytes, sauf figure 352.

348 : noyau au repos, partiellement représenté (W - H). - 349 et 350 : deux stades de la prophase, observés dans des hyphes médullaires (W - H). - 351 : fin de prophase, dans une cellule corticale interne ; noyau soutenu par des tractus cytoplasmiques ; 26 chromosomes visibles (W - F). - 352 : fin de prophase dans une cellule de tétrasporophyte ; environ 50 chromosomes (W - F). - 353 et 354 : métaphase et anaphase, dans des hyphes médullaires (W - H).

Gloiosiphonia capillaris : cellules corticales externes de gamétophytes, contenant chacune, outre le noyau, un plaste unique très découpé.

355 : noyau au repos (C - H). - 356 et 357 : différents aspects de la prophase ; les formations polaires sont absentes ou présentes et, dans ce dernier cas, de forme très variable.

PLANCHE XI

Polysiphonia brodiaei

360 : début de prophase I ; synizesis (B - F). - 361 : fin de synizesis (B - F). - 362 : relèvement de première contraction (B - F). - 363 : début de pachytène ; stade bouquet (C - H). - 364 : seconde contraction (B - F). - 365 : fin de seconde contraction (B - F). - 366 : strepsinema et début de syncope chromatique ; noyau vu en coupe optique ((B - F). - 367 : face supérieure du noyau précédent. - 368 : syncope chromatique en cours (B - F). - 369 : syncope chromatique : stade de décontraction maximum (B - F). - 370 : début de reconstitution des bivalents ; noyau vu en coupe optique (B - F). - 371 : face supérieure du noyau précédent. - 372 : diacinèse ; 30 bivalents (W - F). - 373 : prométaphase I (W - F). - 374 : métaphase I ; le fuseau est complètement entouré par une substance hyaline ; aucune formation polaire n'est visible (C - H). - 375 : métaphase I ; le fuseau est en rapport, par ses pôles, avec le cytoplasme environnant (B - F). - 376 : télophase I (B - F). - 377 : intercinèse ; les deux noyaux-fils, très peu chromatiques, contiennent chacun un nucléole hétérogène et bourgeonnant (W - F). - 378 : fin de prophase II ; 30 chromosomes (W - F).

PLANCHE XII

Griffithsia flosculosa

379 : relèvement de synizesis, début de zygotène (K - F). - 380 : pachytène, stade bouquet (W - F). - 381 : seconde contraction (K - F). - 382 et 383 : deux stades successifs de la syncope chromatique montrant la prolifération nucléolaire ; les noyaux sont figurés en coupe optique, sauf la partie inférieure de la figure 383 qui représente la surface du noyau (W - F). - 384 : syncope chromatique très avancée ; les nucléoles se sont multipliés et sont devenus anguleux ; le fin réseau qui parcourt le caryolymphe n'est pas formé de chromatine : cf. p. 595 (W - H). - 385 : début d'anaphase II ; présence de formations polaires (W - H).

Wrangelia penicillata

386 : leptotène (W - F). - 387 : *idem*, en synizesis (W - F). - 388 : pachytène (W - F). - 389 : début de syncope chromatique ; le noyau est vu en coupe optique (W - F). - 390 : face supérieure du même noyau ; les bivalents y sont repérables (W - F). - 391 : syncope chromatique très avancée ; coupe optique (W - F). - 392 : diacinèse ; 28 bivalents (W - F). - 393 : prométaphase I ; 28 masses chromatiques dont certaines apparaissent fissurées (W - F).

Antithamnion plumula

394 : pachytène, au stade bouquet (W - F). - 395 : fin de pachytène (W - F). - 396 : fin de seconde contraction et début de syncope chromatique visible à la partie inférieure du noyau (W - F). - 397 : syncope chromatique ; noyau vu en coupe optique et nucléole à volumineuses cavités (W - F). - 398 : diacinèse ; 23 bivalents (W - F). - 399 : télophase I (W - F).

PLANCHE XIII

Delesseria sanguinea

400 : synizesis en voie de décontraction (W - H). - 401 : début de pachytène (W - F). - 402 : début de strepsitène (W - F). - 403 et 404 : deux stades successifs de l'entrée en syncope (W - F). - 405 : syncope chromatique ; stade de décontraction maximum (W - F). - 406 à 408 : stades successifs de la reconstitution des bivalents (W - F). - 409 : fin de prophase I ; on y reconnaît : des formations polaires évidentes, un gros nucléole lobé, quelques-uns des bivalents et un très fin réseau parcourant le suc nucléaire (B - H). - 410 : *idem*, dans un sporocyste collapsé (B - H). - 411 : diacinèse ; les formations polaires, visibles mais mal orientées, n'ont pas été figurées ; 24 bivalents visibles (W - F). - 412 : prométaphase I ; 25 bivalents visibles ; les fibres fusoriales semblent naître des formations polaires et progresser vers les bivalents (B - H). - 413 : métaphase I (B - H). - 414 : télophase I (W - F).

PLANCHE XIV

Delesseria sanguinea (suite)

415 : début d'intercinèse (B - H). - 416 : intercinèse (B - H). - 417 : métaphase II (W - H).

Rhodymenia palmata

418 : noyau d'un tétrasporocyste au repos, vu en coupe optique (W - F). - 419 et 420 : individualisation des filaments chromatiques (W - F). - 421 et 422 : deux aspects du synizesis (W - F). - 423 : relèvement de première contraction ; le contenu nucléaire n'a été que partiellement figuré (W - F). - 424 : pachytène, au stade bouquet (W - F). - 425 : seconde contraction (W - F). - 426 : relèvement de seconde contraction et strepsinema (W - F). - 427 : début de syncope chromatique (W - F). - 428 et 429 : syncope de plus en plus avancée (W - F). - 430 : cessation de la syncope et début de contraction de l'appareil chromatinien ; celui-ci, en forme de réseau, se rétracte en laissant subsister une zone limpide périphérique qui n'a pas été figurée ici (W - F).

PLANCHE XV

Rhodymenia palmata (suite)

431 et 432 : deux phases successives de la reconstitution des bivalents (W - F). - 433 : diacinèse ; 14 bivalents (W - F). - 434 : trois des bivalents de la figure précédente, plus grossis (W - F). - 435 : métaphase I (W - F). - 436 : anaphase I (W - F). - 437 : un des noyaux-fils, au cours de l'intercinèse ; très peu chromatique et foliacé, il est vu ici en plan (W - F).

Lomentaria articulata

438 : pachytène, au stade bouquet (W - F). - 439 : début de strepsitène (W - F). - 440 et 441 : deux stades de début de la syncope chromatique accompagnée

de grandissement nucléaire (W - F). - 442 : syncope chromatique à son apogée ; la déchromatinisation semble totale ; le nucléole contient de nombreuses cavités (W - F). - 443 : début de reconstitution des édifices chromatiques après la syncope (W - F). - 444 : prométaphase I ; 10 bivalents dont certains apparaissent fissurés (W - F). - 445 : métaphase I (W - F). - 446 : début d'anaphase I ; exceptionnellement, les chromosomes y sont parfaitement dénombrables (W - F). - 447 : un des noyaux-fils pendant l'intercinèse (W - F). - 448 : prométaphase II ; les chromosomes sont à l'état d'univalents (W - F).

Lomentaria clavellosa

449 : synizesis (W - F). - 450 : zygotène (W - F). - 451 : pachytène : stade bouquet en vue polaire (W - F). - 452 à 454 : phases successives de la syncope chromatique ; la déchromatinisation paraît totale (W - F). - 455 : début de la reconstitution des édifices chromatiques (W - F). - 456 : diacinèse ; 23 bivalents (W - F).

PLANCHE XVI

Lomentaria orcadensis

457 : relèvement de première contraction (W - F). - 458 : pachytène au stade bouquet ; vue polaire (W - F). - 459 : strepsitène (W - F). - 460 et 461 : deux aspects successifs de la syncope chromatique (W - F). - 462 : reconstitution des éléments chromatiques ; 19 d'entre eux sont visibles (W - F). - 463 : fin de prophase I ; 20 éléments chromatiques (matériel récolté en Baie de Morlaix). - 464 : prométaphase I ; 10 éléments chromatiques (matériel récolté en presqu'île de Crozon). - 465 : anaphase I (W - F). - 466 : télophase I (W - F).

Corallina officinalis

467 : noyau du tétrasporocyste indivis au repos (W - F). - 468 : début de pachytène ; dans cette figure et les quatre suivantes, l'intensité de coloration de la chromatine a été intentionnellement exagérée (C - F). - 469 : strepsitène (C - F). - 470 : début de syncope chromatique (W - F). - 471 : reconstitution des bivalents ; les formations polaires, présentes dans la préparation mais mal orientées, n'ont pas été figurées (W - F). - 472 : métaphase I avec structures polaires très apparentes (W - F).

Chondrus crispus

473 : noyau du tétrasporocyste indivis au repos (W - F). - 474 : synizesis (W - H). - 475 : début de pachytène (W - F). - 476 : pachytène, au stade bouquet (W - F). - 477 : seconde contraction (W - F). - 478 : strepsinema (W - F). - 479 : début de syncope chromatique (W - F). - 480 : syncope chromatique à son paroxysme ; le noyau ne montre plus de chromatine ; les quelques filaments visibles dans la caryolymphe sont Feulgen-négatifs (W - F). - 481 : stade identique au précédent (W - F). - 482 : début de reconstitution des bivalents (W - F).

PLANCHE XVII

Chondrus crispus (suite)

483 : reconstitution des bivalents (W - F). - 484 : *idem* (W - F). - 485 : diacinèse ; 30 bivalents (W - F). - 486 : métaphase I ; l'image nucléaire est figurée en coupe optique ; il n'existe pas de formations polaires (W - H). - 487 à 489 : différents aspects de prophase II (W - H). - 490 et 491 : métaphases II (W - H).

Dilsea carnosa

492 : noyau d'un très jeune sporocyste au repos (W - F). - 493 à 495 : différents aspects de strepsinema (W - F). - 496 : début de syncope chromatique ; le contenu nucléaire n'est que partiellement figuré (W - F). - 497 : syncope chromatique déjà avancée ; la vésicule nucléaire a été amputée de ses extrémités et, en elle, se trouve, auprès du nucléole, un corps énigmatique Feulgen-négatif (W - F). - 498 et 499 : syncope chromatique à son paroxysme ; toute chromatine visible a disparu et, dans la cavité nucléaire, on n'observe plus que le nucléole, le corps énigmatique et un très fin réseau qui n'est coloré que par le vert lumière (W - F). - 500 : stade équivalent aux deux précédents (W - H).

FRANCIS MAGNE

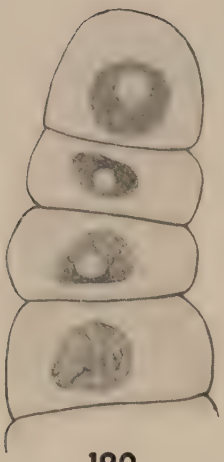
PLANCHE I

37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
53
54
55
10 μ
51
52
56
57
58
59
60
61
62
63
67
68
69
70
71
64
65
66

72
73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
85
86
87
88
89
90
91
92
93
94
95
96
97
98
99
10 μ
100
101
102
103
104
105
106
107
108
109

110
111
112
113
114
115
116
117
118
119
120
121
122
123
124
125
126
127
128
10μ
129
130
131
132
133
134
135
136
137
138
139
140
141
142
143
144

145
146
147
148
149
150
151
152
153
154
155
156
157
158
159
160
161
162
163
164
165
166
10 μ
167
168
169
170
171
172
173
174
175
176
177
178
179
180
181
182
183
184
185
186
187
188
189



190

191

192

193

194

195

196

197

10μ

198

199

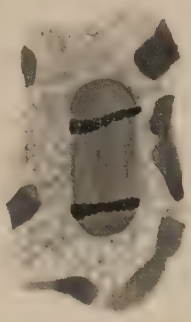
200

201

202

203

204



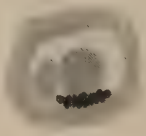
207

205

206

208

209



210

211

212

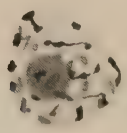
213

214

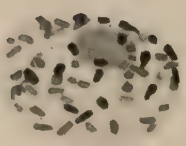
215

216

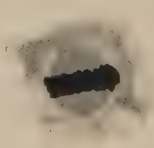
217



218



219



220

221

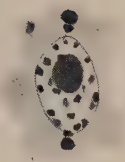
222
223
224
225
226
227
228
229
230
231
232
233
234
235
236
237
238
239
240
241
242
243
244
245
246
247
248
249
250
251
252
253
10μ
254
255
256
257
258
259
260
261
262
263

FRANCIS MAGNE

PLANCHE VIII

296

297

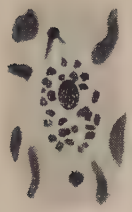


298

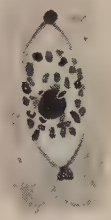
299

300

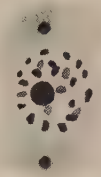
301



302



303

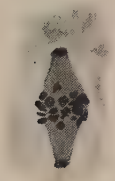


304

305

306

307



308

309

310

311

312

313

314

315

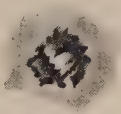
316

10μ

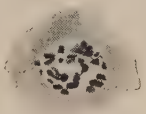
317

318

319



320

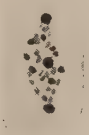


321

322

323

324



325

326

327

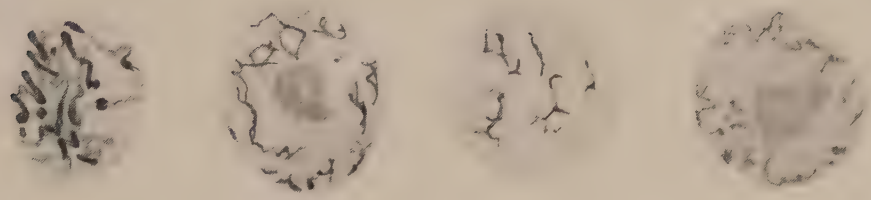
328

329

330
331
332
333
334
335
336
337
338
339
340
341
342
343
344
345
346
10 μ

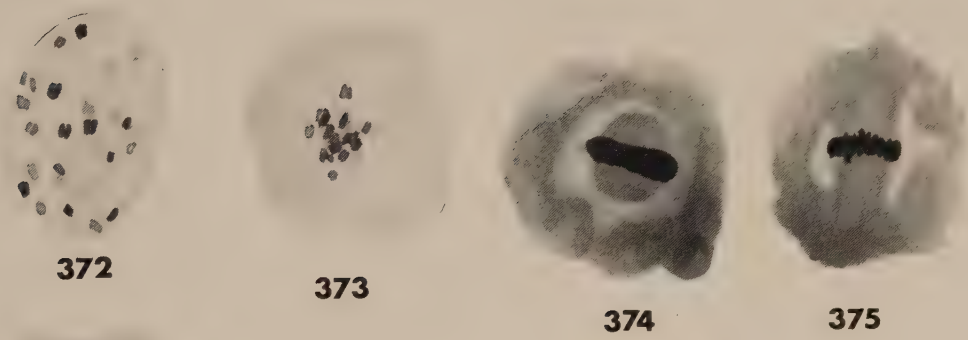
347
348
349
350
351
352
353
354
355
356
357
358
359

360 361 362 363 364

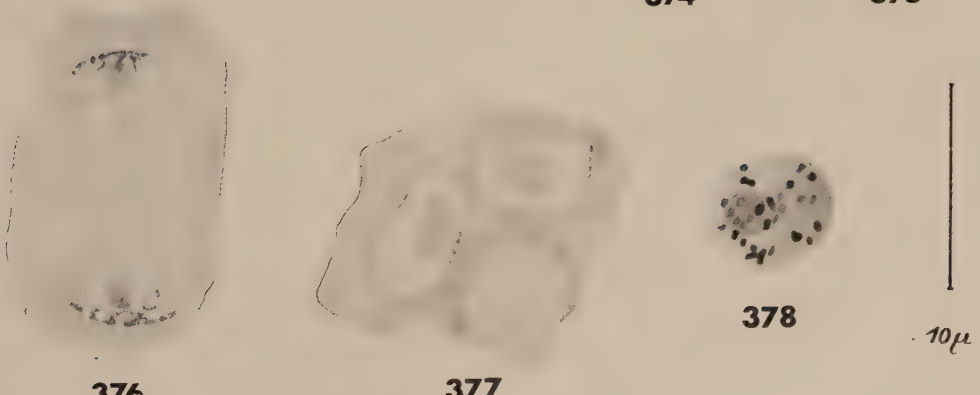


365 366 367 368

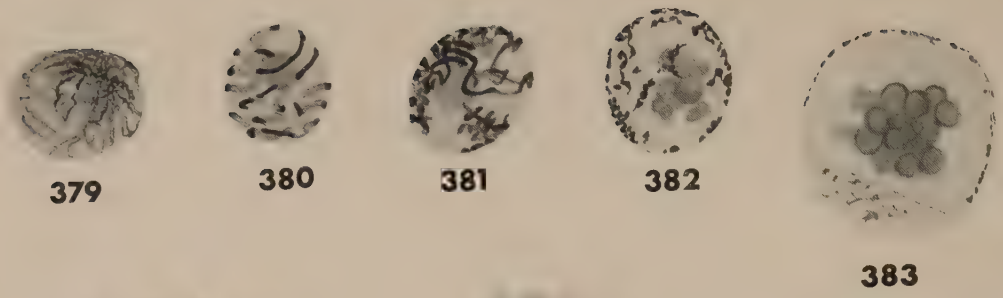
369 370 371



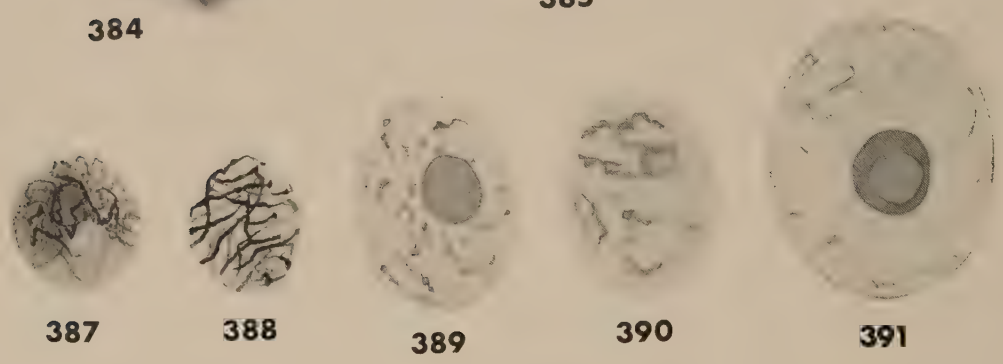
372 373 374 375



376 377 378 10μ

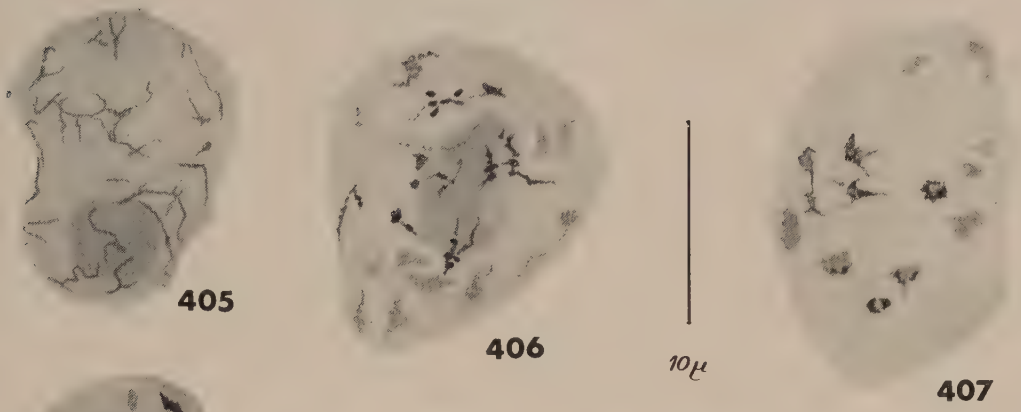

379
380
381
382
383

384
385
10 μ.
386


387
388
389
390
391

392
393
394
395
396
397
398
399

400 401 402 403 404

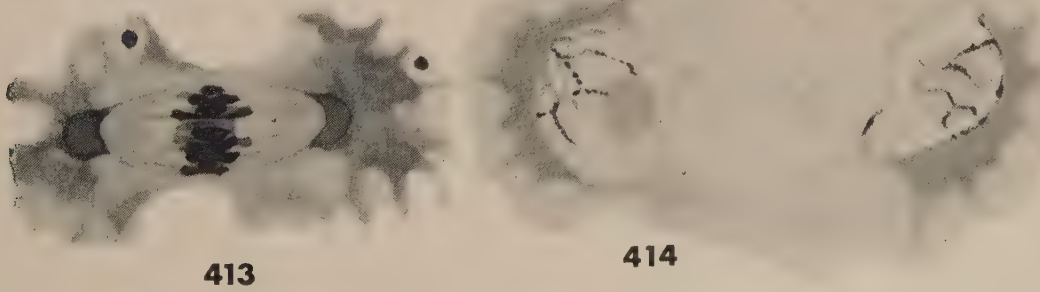


405 406 407

10μ

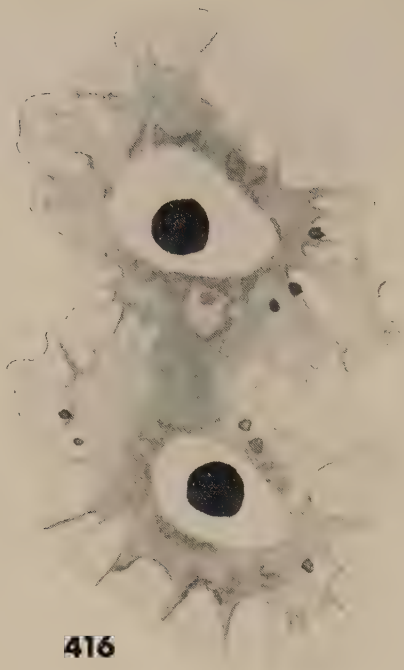
408 409 410 411

412



413 414

415



416

417

10μ

418

419

420

421

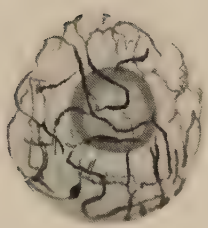
422

423

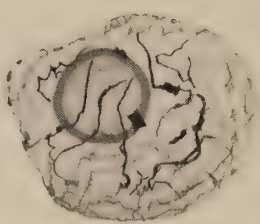
424

425

426

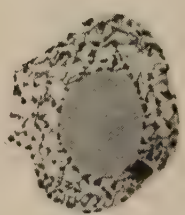


427

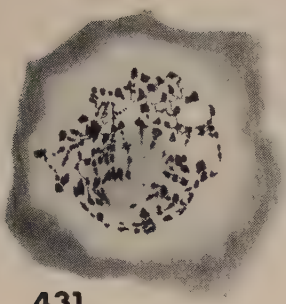


428

429

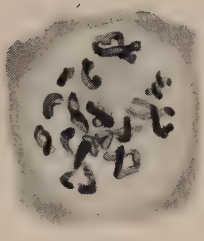


430

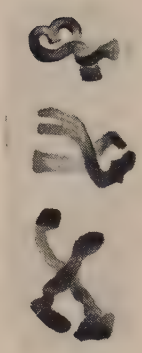


431

432



433



434

435

436

437

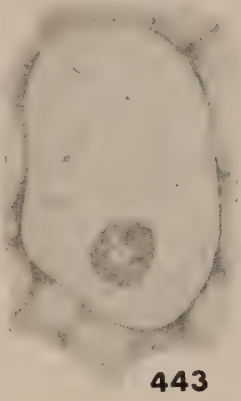
438

439

440

441

442



443

444

445

446

447

448

10μ

449

450

451

452

453

454

455

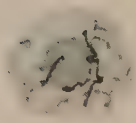
456

457

458

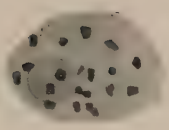
459

460

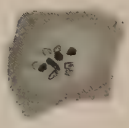


461

462



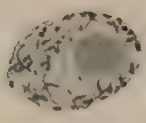
463



464

465

466



467

468

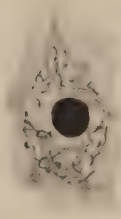
469

470

471

472

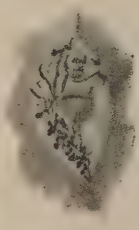
473



474

475

476

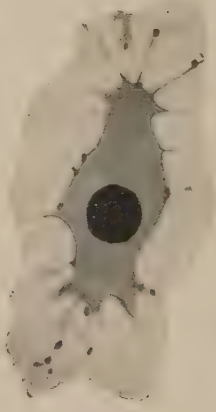


477

478

479

480



481

482

10μ

483
484
485
486
487
488
489
10μ
490
491
492
493
494
495
496
497
498
499
500

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

Les Chrysophycées marines

Vu et approuvé :

Paris, le 18 juin 1964.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,
M. ZAMANSKY.

Vu
et Permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,
Jean ROCHE.

Achevé d'imprimer
sur les presses de
l'imprimerie ROBIN & MAREUGE
7, Cité de Gênes, Paris-20e

Dépôt légal n° 24.830
4e trimestre 1964